

Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Metzgeria und einige Farnvorkeime

mit besonderer Berücksichtigung der Sporenkeimung und Thallusentwicklung von *Metzgeria furcata* (L.) Dum. und *Metzgeria conjugata* (Lindb.) und der Prothallien von *Aspidium Braunii* Spenner, *Osmunda gracilis* Link, *Osmunda claytoniana* L. (*Osm. interrupta* Michx), *Dryopteris cristata* (L.), Gray, *Dryopteris rigida* Hoffm., *Scolopendrium vulgare* Smith, *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm. und *Blechnum brasiliense* Desv. (*Bl. corcovadense* Raddi).

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung der Doktorwürde
der
Hohen Philosophischen Fakultät
der
Universität Marburg

vorgelegt von

Rudolf Jung
aus Heiligenhaus (Ruhr)

Marburg 1927

Als Dissertation angenommen am 18. Februar 1927

Referent: Herr Prof. Dr. P. Clausen

Tag der mündlichen Prüfung: 23. April 1927

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät.



Seinen Eltern gewidmet.



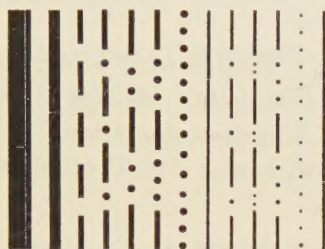
Digitized by the Internet Archive
in 2026

Inhalts-Verzeichnis.

	Seite
A) Einleitung: Zweck der Arbeit	11
B) Technisches: Material, Nährboden, Aussaat, Behandlung der Kulturen, Fixierung und Färbung	13
Abt. I Die Entwicklung von Metzgeria.	19
1. Metzgeria furcata	
a) Allgemeines über Metzgeria furcata	
b) Entwicklung einer Brutzelle von Metzgeria furcata zum gegabelten Thallus	23
c) Entwicklung des Metzgeriathallus aus der Spore	34
2. Metzgeria conjugata	39
Entwicklung der Thalli aus Sporen	40
Abt. II. Entwicklung einiger Farnprothallien von der Spore bis zur Geschlechtsreife	42
A) Allgemeines über die Sporenkeimung der Farne	
B) Entwicklung des Prothalliums von Aspidium Braunii Spenner	45
Spaltöffnungen u. Doppelkernzellen in Prothallien	
C) Untersuchungen über die Prothallien einiger anderen Farne	51
1. Osmunda gracilis Link	51
2. Osmunda claytoniana L. (Osm. Interrupta Michx.)	56
3. Dryopteris cristata (L.) Gray (Aspid. crist. Sw.)	58
4. Dryopteris rigida Hoffm.	61
5. Scolopendrium vulgare Smith	63
6. Asplenium septentrionale (L.) Hoffm.	67
7. Blechnum brasiliense Desv. (Blechn. corcovadense Raddi)	69

Tafelerklärung.

Alle Figuren wurden mit dem Zeichenapparat entworfen. Das Alter der Zellwände ist einheitlich mit den hierunter stehenden Linien bezeichnet. Die linke Linie ist die Signatur für die ältesten, die rechte für die jüngsten Wände.



Tafel I, *Metzgeria furcata*.

- Figur 1. Metzgeriathallus von der Unterseite mit Sporogonen.
- Figur 2. Weiblicher Sexualthallus von *Metzgeria furcata*.
- Figur 3. Männlicher Sexualthallus von *Metzgeria furcata*, halbiert.
- Figur 4. Die Ansicht der unteren Kugelhälfte von unten.
- Figur 5. Junges Archegon im Schnitt.
- Figur 6. Aeltere Archegonien im Schnitt.

Tafel II, *Metzgeria furcata*.

- Figur 1—20. Entwicklung einer Brutzelle zum Gabelthallus.
- Figur I—IX. Entwicklung eines Thallus, dessen Scheitelle ihre Funktion plötzlich einstellt, und der an anderer Stelle eine neue bildet.

Tafel III, *Metzgeria furcata* und *Metzgeria conjugata*.

- Figur 1—21. Entwicklung des Thallus von *Metzgeria furcata* aus der Spore.
- Figur 1a—20a. Thallusentwicklung von *Metzgeria furcata* aus der Spore. Sonderfall.

- Figur 1b—16b. Thallusentwicklung von *Metzgeria furcata* aus der Spore. Neubildung einer Scheitelzelle, nachdem die erste ihre Funktion eingestellt hat.
- Figur 1f—11f. Ungewöhnliche Thallusbildung aus der Spore von *Metzgeria conjugata*. Bildung eines Adventivthallus aus der Basalzelle.
- Figur 1g—9g. Thallusbildung aus der Spore von *Metzgeria conjugata*. Zwillungsbildungen.
- Figur 1h—10h. Abweichendes Protonemastadium bei der Thallusentwicklung aus der Spore von *Metzgeria conjugata*.
- Figur I—XVIII. Normale Sporenkeimung von *Metzgeria conjugata*.
- Figur Ia—XVIIIa. Thallusentwicklung aus der Spore von *Metzgeria conjugata*. Anlage einer neuen Scheitelzelle nach Eingehen der alten.
- Figur A—O. Entwicklung des Prothalliums von *Osmunda claytoniana*.

Tafel IV, Sporentafel.

- Figur 1 Spore von *Aspidium Braunii*.
- Figur 2—3 Sporen von *Dryopteris cristata*.
- Figur 4—5 Sporen von *Dryopteris rigida*.
- Figur 6—7 Sporen von *Scolopendrium vulgare*.
- Figur 8—9 Sporen von *Metzgeria furcata*.
- Figur 10 Spore von *Osmunda claytoniana*.
- Figur 11 Spore von *Osmunda gracilis*.
- Figur 12 Spore von *Asplenium septentrionale*.
- Figur 13—14 Sporen von *Blechnum brasiliense*.

Tafel V.

- Figur 1—19. Entwicklung des Prothalliums von *Aspidium Braunii*.

Tafel VI.

- Figur 1—22. Entwicklung des Prothalliums von *Osmunda gracilis*.

Tafel VII.

- Figur 1—20. Entwicklung des Prothalliums von *Dryopteris cristata*.

Tafel VIII.

Figur 1—24. Entwicklung des Prothalliums von *Dryopteris rigida*.

Tafel IX.

Figur 1—25. Entwicklung des Prothalliums von *Scolopendrium vulgare*

Tafel X.

Figur 1—23. Entwicklung des Prothalliums von *Asplenium septentrionale*.

Figur 1a—13a. Entwicklung des Prothalliums von *Osmunda gracilis*. Abweichende Scheitelbuchtbildung.

Figur 1b—18b. Entwicklung des Prothalliums von *Blechnum brasiliense*.

Einleitung.

Zweck der Arbeit.

Die vorliegende Arbeit galt der Untersuchung der Entwicklungsgeschichte einiger thallosen Lebermoose und Farnvorkeime nach einer besonderen Methode, die unten näher beschrieben werden soll. Früher suchte man die Entwicklungsgeschichte durch Vergleich verschiedener Entwicklungsstadien ganz verschiedener Objekte zu klären. Heute können wir exakter arbeiten und ein und dasselbe Objekt in seinem Wachstum auf durchsichtigen Medien verfolgen. Zum ersten Male hat Döpp die Entwicklung der Gametophyten mehrerer deutschen Farne auf diese Weise untersucht, und seine Arbeiten wurden von Gerhardt und Waldmann auf eine Anzahl weiterer deutschen Farne ausgedehnt. Die angewandte Kulturmethode erwies sich als sehr brauchbar, auch für durchsichtige Lebermoose, z. B. Metzgeria. Da es bisher noch nicht gelungen war, sie zu kultivieren und ihre Sporenkeimung und Thallus-Entwicklung mit der wünschenswerten Genauigkeit klar zu legen, so studierte ich diese Art. Aneura, Pellia, Fimbriaria, Plagiochasma usw. machten ihres dicken undurchsichtigen Thallus wegen entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen unmöglich.

Von den von Döpp, Gerhardt und Waldmann noch nicht untersuchten Gametophyten der deutschen Farne, deren Entwicklungsgang einer genaueren Untersuchung bedurfte, konnten die meisten nach dieser Methode kultiviert werden. Nur bei einigen ist mir dies nicht gelungen, weil es mir an brauchbarem Sporen-Material fehlte. Von außerdeutschen Farnen, deren Sporen mir zur Verfügung standen, wollten einige, wie *Onoclea sensibilis* und *Osmunda Claytoniana*, trotz aller Bemühungen nicht oder nur mangelhaft wachsen, während die Kultur anderer gelang.

Technisches.

Material, Nährböden, Aussaat, Behandlung der Kulturen, Fixierung und Färbung.

Die zur Untersuchung verwandten Metzgeria-Thalli entstammten dem Rimberg bei Caldern und wurden Ende Januar von einer Excursion mitgebracht. Teilweise habe ich Anfang Februar Metzgeria auch am oberen Ende des Teufelsgraben bei Wehrda und vom Fuße des Frauenberges geholt. Sporen von Metzgeria furcata sammelte ich ebenfalls am Frauenberge, während Metzgeria conjugata mit Sporogonen im Juli von einer Excursion nach Nassau mitgebracht wurden. Da die Sporogone noch nicht ihre volle Reife erreicht hatten, legte ich die sie tragenden Thalli in mit feuchtem Fließpapier ausgelegte Petrischalen. Nach 8—14 Tagen erhielt ich schöne langgestiele Sporogone, deren Sporen sofort zur Aussaat verwendet wurden.

Die Farnsporen stammten teils aus dem botanischen Garten zu Marburg, teils wurden sie mir von auswärts zugeschickt. Die von mir selbst kurz vor dem Aufspringen ihrer Sporangien gesammelten Sporophylle legte ich zwischen zwei Blätter Papier, zwischen denen sich alsbald eine pulverige Sporenmasse ansammelte.

Nährböden.

Benutzt wurden feste Nährböden, die aus der Nährlösung von Arthur Meyer und Agar-Agar bestanden. Die Zusammensetzung der Lösung ist folgende:

1	gr	$K H_2 P O_4$
1	gr	$N H_4 N O_3$
0,3	gr	$Mg S O_4$
0,1	gr	$Ca Cl_2$
0,1	gr	$Na Cl$
0,01	gr	$Fe Cl_3$.
1	L.	destilliertes Wasser

Es ist vorteilhaft, sich eine konzentrierte Lösung herzustellen, etwa die Menge für 4 Liter in 800 ccm Wasser zu lösen, um die Entwicklung von Algen zu verhüten. Man hat dann nur ein Teil Lösung mit 4 Teilen Wasser vor dem Gebrauch zu verdünnen, um eine Nährlösung von passendem Gehalt zu bekommen.

Zur Herstellung fester Nährböden setzte ich der Nährlösung 2% Agar zu. Vor Gebrauch wog ich die nötige Menge Agar ab, übergieß sie mit der zum Verdünnen der konzentrierten Nährlösung erforderlichen Wassermenge und ließ 1—2 Tage stehen. Alsdann goß ich vom gequollenen Agar das Wasser in einen Meßzylinder und ersetzte es durch die gleiche Menge, fügte die notwendige Menge konzentrierte Nährlösung zu und kochte. Dies Verfahren hat zweierlei Vorteile: Erstens werden die im Agar evtl. vorhandenen Verunreinigungen, welche den Kulturen schaden könnten, entfernt, und zweitens wird ein allzu großer Wasserverlust beim Kochen vermieden, weil sich der gequollene Agar bedeutend leichter kocht. Die heiße Nährlösung wurde durch ein mit heißem Wasser angefeuchtetes Wattefilter mittels einer Saugpumpe filtriert, dann im Dampftopf sterilisiert und schließlich in Petrischalen ausgegossen. Die Petrischalen waren vorher im Trockensterilisator durch Erhitzen auf 140° steril gemacht worden. Um ein zu schnelles Eintrocknen der Nährböden bei längerem Stehen zu vermeiden, goß ich die Schichten etwa 1 cm dick.

Die Kultur auf durchsichtigem Nährboden hat gegenüber der auf Erde außerordentliche Vorteile. Die durchsichtige Agar-Agarschicht ermöglicht es, die Sporen und die aus ihnen entstehenden Pflanzen in der Petrischale auf dem Objektisch des Mikroskopes in durchfallendem Licht zu beobachten. Auf diese Weise ist man in der Lage, ein und dasselbe Objekt während seiner Entwicklung andauernd in allen Einzelheiten zu verfolgen. Will man Mikrotomschnitte machen, so braucht man die Objekte nicht mühsam von anhaftenden Sandteilchen zu reinigen, sondern fixiert einfach ein Stück Agar mit dem Objekt.

Anlage der Kulturen.

Auf den erkalteten Nährboden konnten sofort Metzgeriathalli gelegt werden. Um zu vermeiden, daß die Kulturen zu sehr durch Algen und Pilze verunreinigt würden, verfuhr ich folgen-

dermaßen: Geeignete flache Thalli suchte ich aus und spülte sie mit sterilem Leitungswasser ab. Dann warf ich sie in eine zweite Schale mit sterilem Wasser, spülte ab und führte sie in eine dritte über. Auf diese Weise bekommt man einigermaßen algen- und pilzfreie Thalli. Diese trocknete ich dann auf Fließpapier, das bei 120° im Trockensterilisator sterilisiert worden war, und legte sie auf die Nährböden. Nicht flach anliegende Thalli erschweren die mikroskopische Beobachtung sehr. Ich drückte sie daher mit einem abgeplatteten Glasstab an den Agar an. Wird diese Behandlung vorsichtig ausgeführt, so benachteiligt sie das Wachstum der Thalli nicht.

Sobald die Metzgeria-Sporogone ihren vollen Reifegrad erreicht hatten, der daran kenntlich ist, daß die Reißbildung der Kapsel mit dem Binokular deutlich wahrnehmbar wird, konnte ich mit der Aussaat der Sporen beginnen. Mit einer sterilen Pincette knipste ich die reifen Sporogone mit möglichst kurzem Stielstück ab (um eine Infektion der Kulturen mit am Stiel sitzenden Algen und Pilzen zu vermeiden), präparierte direkt auf dem Agar unter dem Binokular die Kapselwand fort und verteilte die Sporen zunächst mittels eines ausgekochten feuchten Pinsels auf dem Agar. Diese Methode ließ ich später wieder fallen, da die mit dem Pinsel behandelten Kulturen stark mit Amöben und Bakterien infiziert waren, und wandte folgendes Verfahren an.

Kurz vor dem Aufspringen der Kapseln, wenn also die Reißbildung sehr deutlich wird, knipste ich den Stiel mit steriler Pincette ab und hielt die Sporogone in einer Entfernung von 1—2 cm 5—10 Minuten über die Agarfläche. Die Sporen waren dann infolge raschen Austrocknens der Kapsel ausgeschleudert, und ich bekam auf diese Weise reinere Kulturen. Ganz bakterienfrei waren sie natürlich auch nicht.

Zur Aussaat der Farnsporen benutzte ich ein feines Sieb aus Müllergaze, welches Sporangien und anderes zurückhält. Um möglichst lichte Aussaaten zu bekommen, wandte ich folgendes Verfahren an. Die Sporen wurden in das Sieb gebracht, das in die rechte Hand genommen und leicht mit dem Daumen angeschlagen eine Wolke von Sporen entließ. Zog man durch sie eine Petrischale schneller oder langsamer hindurch, so konnte man die gewünschte Sporendichte erreichen. Es empfiehlt sich, die Sporen äußerst licht zu säen, da bei dichten Aussaaten die Prothallien sich leichter schräg aufwärts stellen.

Behandlung der Kulturen.

Wünscht man regelmäßig gewachsene Thalli oder Prothallien zu ziehen, dann ist es unbedingt erforderlich, die Einstellung der Objekte zum Licht konstant zu halten. Ich erreichte dies durch entsprechende Bezeichnung der Schalen und Unterlagen. Eine Längslinie der Schalen bezeichnete ich mit einem senkrechten Strich und die diametral gegenüber liegende mit einem Kreuz. Brachte ich auf der Unterlage die gleichen Bezeichnungen an, und setzte Strich auf Strich und Kreuz auf Kreuz, so war eine gleichbleibende Einstellung zum Licht gewährleistet.

Die Metzgeria-Kulturen standen Anfang März am Nordfenster des Arbeitszimmers. Die Thalli sind im allgemeinen senkrecht zum Licht orientiert, und da einige von ihnen Anstalten machten sich zu krümmen, mußte ihre Einstellung zum Licht nicht die Günstigste sein. Derartige Thalli sind für die mikroskopische Beobachtung und zeichnerische Wiedergabe wenig geeignet. Ich suchte also die Lichtwirkung zu verbessern, indem ich die dem Zimmer zugekehrte Seite der Schalen erhöhte, sie also in eine schräge Lage brachte, sodaß die auffallenden Strahlen die Thalli senkrecht trafen. Das hat auch den Vorteil, daß dem Condenswasser nicht die Möglichkeit gegeben ist, auf die Kulturen herunterzutropfen und so Störungen hervorzurufen, insbesondere Pilzsporen zu verbreiten. Die Schalen mit Metzgeriasporen stellte ich Anfang August direkt ins Freie an einen schattigen Ort.

Meine Farnkulturen hatten zuerst ihren Standort am Südfenster des Arbeitszimmers. Die untere Fensterpartie war durch Mattscheiben vor direktem Sonnenlicht geschützt. Da die Lichtintensität aber noch zu groß war, fertigte ich mir zwei passende Holzrahmen an, bespannte sie mit mattem Pauspapier und stellte sie zwischen die Kulturen und die Mattscheiben. Um eine seitliche Beleuchtung zu vermeiden, umgab ich die Schalen mit schwarzen unten und oben offenen Pappzylindern von 10 cm Länge. Diese Fensterbeleuchtung war jedoch nicht die günstigste. Meine späteren Kulturen stellte ich daher alle ins Freie in den Schatten. Falls Thalli oder Prothallien sich jetzt noch wölbten, konnten sie ohne Mühe mit einem flachen Glasstab wieder angedrückt werden. Störungen in der Entwicklung wurden dadurch nicht verursacht.

Anfangs machte sich ziemlich viel Condenswasser am Deckel der Petrischale bemerkbar. Tropft dieses auf den Agar, so werden leicht dadurch die mit den Sporen hineingelangten Algen- und Pilzkeime auf dem Nährsubstrat verbreitet. Ich habe daher das Condenswasser immer entfernt, aber sofort das den Nährböden dadurch entzogene Wasser wieder ersetzt, um ein Austrocknen der Nährböden und ein Stärkerwerden der Konzentration der Nährlösung zu vermeiden. Zu dem Zwecke schnitt ich am Rande ein dreieckiges Stückchen Agar heraus und goß steriles Wasser hinein. Nährlösung nachzufüllen empfiehlt sich nicht, da die Konzentration dann leicht zu groß werden kann und die Salze auskristallisieren.

Bakterien, Pilze und Algen stellen sich in vielen Fällen bald nach der Aussaat ein und stören, treten sie in großer Zahl auf, die Beobachtung sehr. Solange noch wenig und sehr kleine verpilzte Stellen vorhanden sind, kann man sie entweder heraus-schneiden oder mit einer glühenden Nadel zerstören. Im allgemeinen erreichen die Verunreinigungen nur dann einen hohen Grad, wenn die Sporophylle kurz sind und leicht bei Regen mit Erde bespritzt werden. Pilze habe ich in meinen Metzgeriakulturen nicht auftreten sehen, dagegen nahmen nach 2—3 Monaten Algen stark überhand, sodaß viele Kulturen eingingen. Falls bei Scheitelbeobachtungen Algen und Amöben störend wirkten, entfernte ich sie mit einem weichen Haarpinsel, den ich in sterilem Leitungswasser auskochte. Dies Verfahren hat sich gut bewährt.

Mikroskopische Beobachtungen.

Nachdem sich die Metzgeriathalli von der Überführung auf den Agar und von der Schädigung durch das Andrücken erholt hatten, trat Wachstum ein. Nun handelte es sich darum, die Entwicklung der Brutzellen zu verfolgen. Ich stellte die Petrischalen auf den Objektisch des Mikroskopes und konnte die Beobachtung ohne Schwierigkeit vornehmen, da der Agar genügend Licht hindurch ließ. Da nur einige Randzellen neue Thalli bilden, so mußten erst solche Zellen ausfindig gemacht werden. Sie unterscheiden sich von ihren Nachbarinnen dadurch, daß sie durch eine neu aufgetretene Wand in zwei Zellen zerlegt werden. Derartige Zellen suchte ich mir ca. 30 aus und nahm sie

mit dem Zeichenapparat auf. Um sie immer wieder auffinden zu können, bezeichnete ich sie durch Einstecken von sterilen Glasfäden in den Agar und durch Numerierung auf dem Deckel der Schale. Die Zellen selbst konnte ich wegen ihrer Kleinheit nicht mit Marke versehen, sie mußten mühsam von den Glasfäden aus immer wieder aufgesucht werden.

Beim Studium der Entwicklung der Farnvorkeime verfuhr ich ebenso. Sobald die Sporen auskeimten, bezeichnete ich sie in der beschriebenen Weise mit Glashaaren, später einfach durch Einritzen des Agars mit einem erwärmten Skalpell. Viele Brutzellen und Prothallien entwickelten sich in einer für die Beobachtung ungünstigen Weise. Sie wuchsen auch bei Belichtung von oben in die Höhe, krümmten sich oder änderten durch Drehung ihre Lage. Viele Brutzellen gingen im Laufe der Entwicklung durch Auftreten von Bakterien ein. Einige konnten jedoch längere Zeit hindurch in ihrem Wachstum verfolgt werden.

Die Zeichnungen machte ich auf Pauspapier. Kleine Objekte ließen sich auf einmal zeichnen. Von größeren mußten die Figuren aus Teilstücken zusammengesetzt werden. Alle Metzgeria-Figuren wurden mit 580facher Vergrößerung gezeichnet, während die Farnprothallien 290 mal vergrößert wurden.

Die geschilderte Methode der mikroskopischen Beobachtung — und darin besteht ihre Bedeutung — gibt uns also die Möglichkeit, ein und dasselbe Objekt längere Zeit hindurch in seinem Wachstum zu beobachten. Ich hielt eine größere Anzahl kurz aufeinanderfolgender Entwicklungsstadien durch die Zeichnung fest, war daher in der Lage, in jedem Bild die Zellwände des vorhergehenden wieder aufzufinden und auf diese Weise eine genaue Analyse des Zellnetzes zu geben. Die Entwicklung einer Zellfläche aus einer Zelle, das Auftreten neuer Wände und die dadurch verursachten Verzerrungen der alten Wände, kurz jede Formänderung, die sich in einem Thallus oder Prothallium abspielt, kann auf diese Weise festgestellt werden. Allerdings nur an einschichtigen Objekten. Die mehrschichtige Mittelrippe von Metzgeria und der mehrschichtige mittlere Teil eines Prothalliums können nur in Bezug auf ihre Oberflächen untersucht werden. Erst an Schnitten gewinnt man einen vollständigen Einblick in ihren Bau. Man hat die Möglichkeit, erst das Objekt lebend zu beobachten und es dann in Schnitte zu zerlegen, um den inneren Bau klarzustellen.

Fixierung und Färbung.

Thalli und Prothallien, die in Mikrotomschnitte zerlegt werden sollten, wurden mit einem Agarblock ausgeschnitten und fixiert. Bei Metzgeria und den Farnprothallien war Chromsäure-Eisessig als Fixierungsmittel gut zu gebrauchen. Nach Entfernung der Luft zwischen den Prothallien unter der Saugpumpe wurden die Objekte fixiert, dann ausgewaschen und durch die Alkohol-Xylolstufen in Paraffin übergeführt. Die Schnittdicke betrug bei Metzgeria 5 μ und bei den Farnprothallien 15–25 μ . Die Färbung erfolgte mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain, die Gegenfärbung mit Eosin-Nelkenöl.

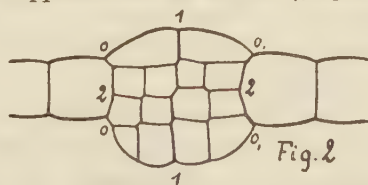
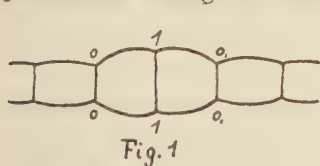
I. Die Entwicklung von Metzgeria.

Metzgeria furcata.

a) Allgemeines über *Metzgeria furcata*.

Metzgeria furcata findet man an den mir in der Nähe von Marburg bekannten Standorten an alten Buchenstämmen, an den Stellen, die durch herablaufenden Regen etwas feuchter gehalten sind als die übrigen Rindenstellen, vielfach an der Wetterseite. Am Frauenberg fand ich *Metzgeria* in dichten Rasen, Ende März sogar mit Antheridien und Archegonien.

Die Metzgeriathalli sind mit Ausnahme der sie der Länge nach in ihrer Mitte durchziehenden zwei-vier Zellenreihen breiten und zwei-vier Schichten starken Mittelrippe einschichtig. Auf dem Querschnitt beträgt die Zahl der Rippenzellen bis zu 16. (Fig. 2).



Von Zeit zu Zeit verzweigen sich die Thalli samt der Mittelrippe scheinbar dichotomisch. Der Metzgeriathallus selbst zeigt an seinem vorderen Ende, an der Unterseite der Mittelrippe entspringende, keulenförmige Haare, die sich etwas nach aufwärts über die Scheitelzelle krümmen und als deren Schutzorgane fungieren. Die Bildung der Keulenhaare ist an eine bestimmte Zelle jedes Segmentes gebunden. Wie Kny schon zeigte, bildet jede erste Flächenzelle eines Segmentes ein einzelliges Keulenhaar, das sich an der Scheitelregion aufwärts krümmt. Durch

diese Bildungsweise aus der ersten Flächenzelle eines Segmentes kommt eine Zickzackstellung der Keulenhaare zustande. Dieselbe Stellung werden wir später auch bei den Sexualorganen wieder finden. Auch an älteren Thallusteilen trifft man häufig noch die Keulenhaare wieder, wenn auch in vertrockneter Form und an Stellen, an denen schon andersartige Haare aufgetreten sind. Dies zeigt, daß die Keulenhaare eine selbständige Haarform darstellen und nicht in andere Haare übergehen. Weiter vom Scheitel entfernt treten dann Haare auf, die man als Borstenhaare bezeichnet. Sie können aus Ventralzellen der Mittelrippe, wie auch aus Randzellen gebildet werden. Sobald derartige Haare das Substrat berühren, können sie zu Rhizoiden auswachsen. Bei der Bildung der Rhizoiden selbst aus Oberflächenzellen haben wir es nicht mit einer einfachen Ausstülpung ganzer Oberflächenzellen zu tun, wie sonst meist bei der Rhizoidbildung der Lebermoose, sondern die rhizoidbildenden Oberflächenzellen teilen sich durch eine Wand in eine große vordere und eine kleinere hintere Zelle. Die kleine Zelle ist nun befähigt in ein Rhizoid auszuwachsen, und man bezeichnet sie als Rhizoidmutterzelle. Alle Rhizoidmutterzellen erstrecken sich nicht durch die ganze Tiefe der Oberflächenzelle, sondern nehmen immer nur eine Kante oder Ecke von ihr ein. Die Borstenhaare zeigen ziemlich dicke Zellwände und ihr Längenwachstum ist in den meisten Fällen beschränkt. Sie sind 1—2 mal so lang wie die Mittelrippe breit ist. In meinen Kulturen fand ich öfters Thalli, deren Mittelrippe und Mittelborsten nie das Substrat berührten, sondern die durch zu Rhizoiden umgebildete Randborsten wie auf Stelzen getragen wurden.

Bei üppigen, unter guten Lichtbedingungen gewachsenen Exemplaren, die keine Adventivsprosse bilden, liegt die Scheitelzelle in einer schwachen Einbuchtung am Ausgange des Mittelnervs, der Scheitelbucht. Meine Mitte Januar angelegten Kulturen zeigten beschränkteres Breitenwachstum und trugen die Scheitelzelle an freier Spitze. Frisches um diese Zeit gesammeltes Material wies auch kaum Exemplare mit einer Scheitelbucht auf. Demnach scheint erst im Frühjahr, sobald die Wachstumsbedingungen günstiger werden, eine Scheitelbucht am vorderen Ende zu entstehen.

Einige Randzellen eines solchen Metzgeriathallus wachsen zu neuen Thalli aus, die mit dem Mutterthallus nur lose ver-

bunden sind, und deren Mittelrippen sich nicht an die Mittelrippe des Mutterthallus anschließen. Derartige Adventivthalli findet man nicht selten an beiden Seiten des Hauptthallus. Die Adventivthalli lösen sich später ab und vegetieren selbständig.

An der Unterseite der Mittelrippe entspringen muschelförmige Sexualthalli, die auf der dem Thallus zugekehrten Seite Archegonien tragen. Der Rand dieser weiblichen Sexualthalli ist mit zahlreichen Haaren besetzt. Die männlichen wachsen ebenfalls auf der Thallusunterseite aus der Mittelrippe heraus, nehmen aber bald Hohlkugelform an und umschließen die kurz gestielten kugeligen Antheridien (Fig. 3 und 4, Tafel I.). Bei den männlichen sowohl wie bei den weiblichen Thalli (Figuren 2, 5 und 6, Tafel II) ist eine Mittelrippe nachweisbar, am deutlichsten bei den weiblichen, dagegen fehlen den männlichen Sexualthalli die Haare. Männliche und weibliche Sexualthalli habe ich niemals zusammen auf einem Mutterthallus gefunden. Die Entwicklung der beiderlei Sexualthalli geschieht in der Regel aus mehrschichtigem Gewebe (Mittelrippe), wie Leitgeb schon beschrieben hat. Abbildung 2, 3 und 4, Tafel I, zeigen männliche und weibliche Sexualthalli. In Figur 3, die einen männlichen Thallus darstellt, ist die obere Thallushälfte abgetragen, um die Anordnung der kugeligen Antheridien zu zeigen. Man beachte sowohl bei den Antheridien als auch Archegonien die Zickzackstellung. Die Bildungsweise der Sexualorgane ist demnach analog der der Keulenhaare. Sie gehen immer aus der ersten Flächenzelle des Segmentes hervor.

Die Entwicklung der Sexualthalli wie die der Brutzellen zu verfolgen war nicht möglich, da die Sexualthalli wegen ihrer Lage an der Unterseite der Mutterthalli und wegen ihrer Tendenz, sich zu Halbkugeln oder fast zu Vollkugeln zu rollen, derartige Beobachtungen nicht gestatten.

Was die Bildung der Sexualthalli anbetrifft, so scheint diese nicht unbedingt an die Mittelrippe gebunden zu sein. In meinen Kulturen fand ich am 5. Mai einen Sexualthallus mit Archegonien, der aus einer Randzelle hervorgegangen war. Derartige Fälle habe ich später mehrere beobachtet. Ebenfalls habe ich auf der Oberseite des Thallus Sexualsprosse gesehen, und zwar waren diese nicht aus einer Zelle der Mittelrippe, sondern aus einer gewöhnlichen Oberflächenzelle hervorgegangen. Man darf

wohl annehmen, daß jede Rand- und Oberflächenzelle befähigt ist, Sexualthalli zu erzeugen. Zusammen mit Sexualthalli fand ich an der Ventralseite der Rippe Thalli, die den Sexualthalli glichen, aber keine Sexualorgane trugen. Sogar Adventivthalli aus dem Thallusrande, die auf ihrer Oberseite an der Mittelrippe 1—2 Archegonien trugen, habe ich gesehen und zu Präparaten verarbeitet. Die Entwicklung der Sexualorgane stimmt nach Leitgeb mit der von Radula überein.

Von den unbefruchteten Eizellen eines Sexualthallus entwickelt sich nur immer eine zur Kapsel. Das befruchtete Archegon wächst dauernd weiter und umschließt noch bis kurz vor der Sporenreife die Kapsel. Erst wenige Tage vor dem Aufspringen der Kapsel reißt der mit stacheligen Haaren versehene Archegonbauch (Haube genannt), und der Kapselstiel streckt sich jetzt innerhalb von 1—2 Tagen zur vollen Größe. Abbildung 1, Tafel I zeigt ein reifes und ein schon aufgesprungenes Sporogon. Die Elateren sitzen wie bei *Aneura* an den Spitzen der Kapselklappen.

Regeneration von Sexualsprossen.

Um die Frage zu entscheiden, ob die Tendenz eine bestimmte Art von Sexualzellen zu erzeugen in den Sexualthalli fest bestimmt sei, machte ich folgenden Versuch. Unter dem Binokular präparierte ich einige weibliche Sexualthalli ab und legte sie in eine Petrischale auf Nähragar. Von 45 ausgelegten Sexualthalli waren 39 ausgewachsen, und zwar 34 zu sterilen Thalli, während 4 Thalli Zweige mit Mittelrippe und an deren Basis Archegonien aufwiesen. Beide Flanken des Archegonien tragenden Teiles waren nach oben geklappt und hüllten die Sexualorgane ein. Nur eins von diesen Thalli hatte auf der Unterseite Archegonien, die ebenfalls von dem betreffenden Thallus teil umschlossen wurden. Die Sexualsprosse wachsen also äußerst leicht aus. In keinem Fall entstanden andere als weibliche Sexualorgane.

Im folgenden will ich nun die Entwicklung einer Brutzelle bis zum gegabelten Thallus genau schildern und mich besonders mit der Funktion der Scheitelzelle und deren Segmentierung befassen.

b) Entwicklung einer Brutzelle von *Metzgeria furcata* zum gegabelten Thallus.

Der besseren Übersicht halber soll jedem Entwicklungsgang eine Tabelle vorausgeschickt werden, aus der Tag und Stunde ersichtlich sind, zu denen die einzelnen Entwicklungsstadien mit dem Zeichenapparat aufgenommen wurden.

Metzgeria furcata, Tafel II, Fig. 1—20

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	28. 1. 1926	9 ⁰⁰	1
2	30. 1. "	10 ⁰⁰	3
3	2. 2. "	9 ⁰⁰	6
4	3. 2. "	10 ⁰⁰	7
5	4. 2. "	10 ³⁰	8
6	5. 2. "	10 ⁰⁰	9
7	7. 2. "	12 ⁰⁰	11
8	8. 2. "	10 ⁰⁰	12
9	10. 2. "	11 ²⁰	14
10	12. 2. "	11 ³⁰	16
11	14. 2. "	11 ⁰⁰	18
12	16. 2. "	11 ⁰⁰	20
13	18. 2. "	11 ¹⁵	22
14	19. 2. "	3 ⁴⁰	23
15	21. 2. "	5 ⁴⁰	25
16	23. 2. "	12 ²⁵	27
17	25. 2. "	6 ⁰⁰	29
18	27. 2. "	6 ³⁰	31
19	2. 3. "	11 ³⁰	34
20	5. 3. "	5 ³⁰	37

Metzgeria furcata, Tafel II, Fig. I—IX

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen von der Aufnahme ab
I	15. 2. 1926	9 ³⁰	0
II	17. 2. "	12 ³⁰	2
III	19. 2. "	11 ²⁰	4
IV	21. 2. "	12 ⁰⁰	6
V	23. 2. "	4 ¹⁰	8
VI	25. 2. "	11 ⁰⁰	10
VII	27. 2. "	10 ²⁰	12
VIII	3. 3. "	12 ²⁰	16
IX	5. 3. "	3 ³⁰	18

Sucht man den Thallusrand ab, so findet man bald Zellen, die sich durch etwas größeres Volumen von ihren Nachbarinnen unterscheiden. Besonders die Außenwände sind etwas stärker gewölbt als die Außenwände der Nachbarzellen. Im Verlaufe

der Entwicklung nimmt die Stärke der Vorwölbung zu, und gleichzeitig tritt eine Wand ungefähr senkrecht zur Längsachse des Thallus auf. Sieht man genauer zu, dann kann man mit einiger Mühe feststellen, daß eine äußere sehr dünne Haut der Zelle geplatzt ist und die im Wachstum begriffene Zelle aus dem Schlitz heraustritt.

Beobachtet man weiter, so zeigt sich bald, daß eine der Zellen ihr Volumen stärker vergrößert als die andere. In Figur 1 ist die erste Wand gerade aufgetreten, und die Volumina der beiden Zellen sind noch ungefähr gleich. Die stärker gewachsene Zelle, in unserem Falle die links abgeschnittene, ist nun diejenige, welche die Scheitelzelle liefert, durch deren Funktion die Bildung des Thallus sich vollzieht. In Figur 2 ist eine neue Wand aufgetreten, ungefähr im Winkel von 60 Grad zur erst gebildeten Wand, und hat eine dreieckige Zelle, die Scheitelzelle, abgeschnitten. Die nach innen abgegliederte Zelle, sowie die durch die erste Wand nach rechts abgeschnittene Zelle, beteiligen sich nur noch kurze Zeit am Wachstum, wie wir bald sehen werden. Mit der Bildung der zweischneidigen Scheitelzelle ist der wichtigste Teilungsschritt eingeleitet. Verfolgen wir nun das weitere Verhalten der Scheitelzelle.

Nach ungefähr 24 Stunden schritt die Scheitelzelle zur weiteren Teilung, wie aus Figur 3 und den zu ihr gehörenden Zeitangaben hervorgeht. Suchen wir hier die beiden alten Wände wieder auf, so sehen wir, daß sie infolge der Entstehung neuer Wände eine starke Knickung erfahren haben. Inzwischen hat die Scheitelzelle sich vergrößert und eine neue Wand gebildet (erste Hauptsegmentwand), die nach rechts eine neue Zelle entstehen ließ. Diese erste von der Scheitelzelle gebildete Zelle wollen wir als erstes Segment bezeichnen und dessen Schicksal weiter verfolgen. Gleichzeitig mit der Bildung des jüngsten Segmentes hat die Schwesterzelle der noch ungeteilten Scheitelzelle eine Teilung vollzogen.

Figur 4 gibt uns Auskunft über das weitere Verhalten der Scheitelzelle. Wir finden hier die beiden ältesten stark verknickten Wände ohne Schwierigkeit wieder und sehen, daß sich nun auch die von der ältesten Wand nach rechts abgegliederte Zelle durch Kreuzteilung in 4 Zellen zerlegt hat. Das in Figur 3 wiedergegebene jüngste Segment hat ungefähr seinen Flächeninhalt verdoppelt. Die Scheitelzelle ist auch nicht untätig gewesen und

hat, nach Vergrößerung auf das doppelte Volumen, eine neue Wand senkrecht zur ersten Segmentwand gebildet (zweite Hauptsegmentwand) und damit ein zweites Segment abgeschnitten. Man beachte überall die starke Wandknickung, die, je älter die Wände, desto stärker hervortritt. Die Stärke der Verknickung gibt uns hier schon ein Kriterium, die Altersfolge der Wände abzulesen. Während die Bildung der beiden ersten Segmente je innerhalb 24 Stunden erfolgte, zeigt Figur 5, die ebenfalls 24 Stunden später als Figur 4 aufgenommen ist, noch keine neue Segmentbildung. Nur die beiden Segmente haben sich vergrößert, und Segment 1 hat sich durch eine Wand senkrecht zur Außenkante (wir wollen derartige antiklin nennen) und Segment 2 sich durch eine Wand parallel der Außenkante (Perikline) geteilt. Die Hauptsegmentwände sind also auch Antikline. Die Scheitelzelle ist inzwischen ungefähr wieder auf ihre normale Größe herangewachsen und kann eine weitere Teilung einleiten. Erst nach 48 Stunden (Fig 6) schreitet die Scheitelzelle dazu, ein neues Segment zu bilden. Segment 2 hat zu gleicher Zeit eine antikline Wand der periklinen aufgesetzt. Mit fortschreitender Entwicklung tritt eine immer spätere Segmentierung der Scheitelzelle ein, die genauen Zeitverhältnisse sollen am Schluß noch angegeben werden.

Betrachten wir jetzt Figur 8. Segment 1 hat sich in den durch die erste Antikline gebildeten Tochterzellen durch perikline und antikline Wände aufgeteilt. Segment 2 hatte zuerst nicht wie Segment 1 eine Antikline gebildet, sondern eine Perikline, und die äußere von den entstandenen Tochterzellen teilt sich wieder zuerst durch eine Perikline und dann durch zwei Antiklinen auf. Das dritte Segment zeigt denselben Teilungsmodus, Perikline, Antikline, und das gebildete 4. Segment hat gerade eine Perikline gebildet. Wenn, wie wir gesehen haben, auch meist in den Segmenten sich zuerst eine perikline Wand bildet, so kann es doch auch anders sein. Entsteht zuerst eine Antikline, so folgt auf sie eine Perikline. Zu beiden Seiten der Thallusmedianen wird je eine Reihe Zellen gebildet. Diese zeigen unter dem Mikroskop eine lebhaftere Färbung und stärkere Wölbung. Sie setzen die Mittelrippe zusammen. Deren Bildung wird also in den Segmenten dadurch eingeleitet, daß sich jedes Segment durch eine Perikline in eine innere (Rippenzelle) und eine äußere, weiter aufteilungsfähige Randzelle zerlegt. Jetzt versteht man auch die

Aufteilung der durch die beiden ersten Wände (vergl. Fig. 2) rechts und links gebildeten Zellen. Ihre inneren Zellen setzen die Mittelrippe des Adventivthallus bis zum Thallusrand fort. Jedoch läuft nicht immer die Mittelrippe in den Adventivthalli bis zum Rande des Mutterthallus. Ich habe viele Fälle beobachtet, in denen die Bildung der Rippe erst viel später einsetzte. Ein sekundär entstandenes Rippengewebe, das, wie Kny angibt, die Basis des Adventivthallus und die Rippe des Mutterthallus verbindet, habe ich nie beobachtet.

Figur 9 zeigt deutlich die Verbreiterung der Segmente. Die Aufteilungsfolge in Segment 2 ist, wie wir leicht feststellen können: Perikline, Antikline, Perikline usw. In Segment 1 dagegen, wo als Ausnahme zuerst eine Antikline auftrat, Antikline, Perikline, Antikline usw. Auch vollzieht hier die Rippenzelle schon die erste Teilung. Die Scheitelzelle hat gerade das 5. Segment abgeschnitten. Der Adventivthallus krümmt sich schwach nach links. Als Ausgleich bemerken wir im zweiten Segment ein stärkeres Wachstum der Randzellen. Das Segment verbreitert sich also nach außen hin, und die Wirkung tritt uns schon in Figur 10 entgegen.

Die Aufteilung der Segmente in Figur 10 ist in der schon beschriebenen Art erfolgt. Zu beachten ist, daß in Segment 1 die ersten Periklinen so stark verknickt sind, daß an diesem Objekt allein, ohne Kenntnis der vorhergegangenen Entwicklungsstufen, die Altersfolge der Wände nicht mehr festzustellen wäre. In Segment 1 und 2 ist auch bereits eine Aufteilung der Rippenzellen erfolgt, rechts und links in je 3 Zellen. Durch stärkeres Breitenwachstum der Randzellen des Segmentes 2 ist die anfangs erwähnte Krümmung wieder etwas ausgeglichen. Die Teilung der Scheitelzelle erfolgte nach dem schon beschriebenen Schema.

In Figur 11 ist die anfängliche Linkskrümmung des Adventivthallus vollkommen beseitigt, ja sogar schon in eine Rechtskrümmung übergegangen. Die alten Segmentwände, die ursprünglich in einem spitzen Winkel auf die Mediane zuliefen, werden hier allmählich immer mehr durch das Breitenwachstum der jungen Segmente nach unten abgedrängt und treffen fast rechtwinklich auf den Rand auf. Besonders deutlich zeigen hier die Abdrängung nach unten die älteste und zweitälteste Wand (vergl. mit Fig. 2). Die Segmente 1—4 lassen schon eine weitere Aufteilung der Rippenzellen erkennen.

In Segment 1 tritt uns nun etwas neues entgegen, da hier die Bildung einer neuen Scheitelzelle sich vollzieht, der Thallus sich also gabelt. Auf eine perikline Wand, . . . bezeichnet, welche sich auf die dritte Hauptsegmentwand aufsetzt, trifft schräg die Wand — . . . — auf. Letztgebildete Schrägwand und Außenwand der Zelle sind dann durch eine mit . . . bezeichnete Zellmembran verbunden worden. Damit ist die Bildung einer neuen Scheitelzelle vollendet. Wie ich schon vorausnehmen kann, entsteht der neue Scheitel fast immer aus dem viertjüngsten Segment. In unserem Falle scheint es das fünftjüngste zu sein, doch ist wohl zu gleicher Zeit mit der Scheitelzelle Segment 5 entstanden.

Verfolgt man die Aufteilung in den Segmenten an Hand der verschiedenen Strichführungen, so sieht man in Segment 4 die typische Aufteilung: Perikline, Antikline, Perikline, in Segment 3 dagegen schon eine Abweichung. Die Wandfolge ist hier: Perikline, Antikline, Perikline und dann tritt eine Unregelmäßigkeit ein, indem nicht, wie zu erwarten, Antikline folgen, sondern Perikline. In Segment 2 sehen wir in der unteren Segmenthälfte auf eine **Perikline** — . . . zwei Antikline und in der oberen Segmenthälfte auf die Antikline — . . . oben eine Perikline, unten aber eine Antikline folgen. Derartige Unregelmäßigkeiten treten auch wieder in Segment 5 auf und sind an Hand der Figur 12 leicht aufzufinden.

Figur 12 gibt das darauffolgende Entwicklungsstadium wieder. Die Scheitelzelle hat inzwischen zwei neue Segmente gebildet, 6 und 7. Segment 5 hat sich wieder abweichend von der Regel aufgeteilt: Perikline, Perikline, Antikline. Die neue Scheitelzelle, oder Scheitelzelle zweiten Grades, segmentiert sich in der bekannten Art und hat ein erstes Segment abgeschnitten. Daß hier keine echte Dichotomie vorliegt, wie von vielen Botanikern früher angenommen wurde, zeigt dieses Entwicklungsstadium ganz deutlich. Hofmeister glaubte auch noch an eine wahre Dichotomie. Läge eine Dichotomie im strengen Sinne vor, so müßte die Scheitelzelle auf irgendeine Weise durch Teilung zwei neue vollkommen gleichwertige Scheitelzellen liefern, und diese müßten unabhängig voneinander zwei neue Tochttersprosse bilden. An Hand der Figur 11 kann man sich dagegen überzeugen, daß wir es tatsächlich nicht mit einer Dichotomie zu tun haben, denn die Scheitelzelle zweiten Grades bildet sich unabhängig von der

Scheitelzelle ersten Grades in einem von letzterer abgeschnittenen Segment aus einer Randzelle. Außerdem läuft ja auch die Entwicklung der Scheitelzelle ersten Grades der zweiten Grades voraus. Um eine bessere Übersicht über die Weiterentwicklung des Thallus zu bekommen, ist es nötig, ein paar neue Ausdrücke einzuführen. Ich verweise dabei auf Segment 4 in Figur 11. Die durch die erste Perikline nach innen abgeschnittenen Zellen, die an der Bildung der Mittelrippe teilnahmen, haben wir als Rippenzellen bezeichnet und wollen die nach außen abgegliederten Zellen Flügelzellen nennen. Durch die erste Antikline und die dann folgende Perikline tritt nun wieder eine Zerlegung der Flügelzelle in eine äußere und innere ein. In Zukunft wollen wir die nach innen abgeschnittenen Flügelzellen, Flügelzellen ersten Grades und die nach außen abgeschnittenen Flügelzellen, Flügelzellen zweiten Grades nennen und so fort, sodaß also die durch eine weitere Perikline und Antikline nach innen abgegliederten Zellen als Flügelzellen dritten Grades usw. bezeichnet werden müßten. Kehren wir nun wieder zur Betrachtung von Figur 12 zurück und suchen in Segment 1, 2, 3 und 4 die Randzellen ersten Grades auf. Wir finden in ihnen schon eine Aufteilung, die scheinbar noch nach dem bekannten Modus erfolgt ist. Daß dies nicht zutrifft, kann man jedoch leicht bei genauerem Studium der Vorgänge innerhalb der betreffenden Segmente an Hand der Figuren feststellen. An der Bildung der Mittelrippe des Tochter sprosses zweiten Grades beteiligt sich nur die in Figur 11 in der Zellfläche a, b, c, d durch die Perikline — . . . — abgeschnittene Randzelle ersten Grades. Infolge dieser Aufteilungsweise bleibt vorläufig die Mittelrippe des neu gebildeten Gabelzweiges einreihig, wie aus Figur 12 ersichtlich. Die von Segment 1 und 2 gebildete Mittelrippe ist hier sogar teilweise dreireihig geworden. Segment 3 wächst in seinen Randpartien stark in die Breite und drängt Segment 1 mit der Scheitelzelle zweiten Grades nach rechts ab. Jedoch kommt diese abdrängende Wirkung nur anfangs dem Segment 3 zu (Fig. 11 und 12). Später werden die beiden Tochterthalli dadurch auseinander gedrängt, daß die Segmente von Thallus 1 und 2, die sich zwischen beide Scheitelzellen schieben, in die Breite wachsen und beide Scheitelzellen voneinander abdrängen. Segment 2 zeigt die Bildung eines Rhizoides aus einer Oberflächenzelle. Die ursprüngliche Zelle hat sich durch eine Wand in eine kleinere und eine größere Zelle

geteilt. Die kleinere Zelle liegt am hinteren Ende und wächst zum Rhizoid aus.

In Figur 13 sind keine neuen Segmente gebildet, doch hat sich der Thallus durch Wachstum in den Segmenten stark vergrößert. Die Vierreihigkeit der Mittelrippe an der Gabelstelle, die in Figur 12 schon eingeleitet wurde, tritt hier deutlich hervor. Vergleicht man Figur 13 mit Figur 5, so wird man überrascht sein, die Antikline in Segment 1, die dort fast rechtwinklig die Segmentwand schneidet, hier als Bogenlinie wiederzufinden. Die älteste Wand in Figur 13, verglichen mit Figur 1, hat fast eine rechtwinklige Knickung erfahren und eine starke Einschnürung am Thallusrand hervorgerufen. Die Ursache ist folgende: Das Wachstum dieser Wand war früh beendet, dagegen trat in dem angrenzenden Segment 1 eine weitere Aufteilung und Wachstum der Zellen ein. Infolgedessen mußte die wenig dehnbare Zellwand den angrenzenden Randzellen beim Breitenwachstum Widerstand entgegensetzen und eine Einschnürung hervorrufen.

Figur 14 zeigt nichts neues. Die Aufteilungsweise kann aus der Figur leicht abgelesen werden. In Segment 2 wird die zweitoberste äußerste Randzelle in eine größere vordere und eine kleinere hintere Zelle, die Rhizoidmutterzelle, zerlegt.

In Figur 15 macht sich schon eine Verbreiterung des oberen Thallusteiles bemerkbar infolge Segmentierung der beiden Scheitelzellen. Die Mittelrippe des neu gebildeten Gabelthallus beginnt hier bereits durch Aufteilungen in den Segmenten zweireihig zu werden. Segment 2 und der untere nicht die Scheitelzelle tragende Teil des ersten Segmentes teilen sich nicht mehr auf, sondern die Zellen nehmen nur noch an Größe zu. Segment 4 und 5 weichen von der bisherigen Segmentform ab. Die untere Segmentwand läuft anfangs in Segment 4 in spitzem Winkel auf die Mediane zu, macht an der ersten Rippenzelle eine scharfe Knickung fast im rechten Winkel nach unten und dann wieder eine Knickung im rechten Winkel nach rechts. Die Rippenpartie des Segmentes zeigt also eine größere Ausdehnung längs des Thallus als die Fläche der Randzellen. Diese Form der Segmente habe ich bei den meisten der von mir untersuchten Thalli beobachtet. Untersuchen wir jetzt die Verhältnisse bei der Aufteilung der Rippenzellen an Hand von Figur 10. Das dritte und vierte Segment haben hier je eine Rippenzelle geliefert, und

wir wollen ihr weiteres Verhalten in den folgenden Entwicklungsstadien verfolgen. In Figur 11 hat jede Rippenzelle sich durch eine Wand in zwei zerlegt, und in Figur 12 und 13 ist jede von ihnen wieder in zwei Zellen geteilt worden, sodaß in Segment 3 und 4 je 4 Rippenzellen aus einer ursprünglichen sich gebildet haben. Verließe die Teilung weiter nach diesem Schema, welches durch die Zahlenreihe 1, 2, 4, 8, 16 usw. wiedergegeben werden könnte, so müßten in Figur 14 durch Zweiteilung jeder der vier Rippenzellen 8 Zellen sich gebildet haben. In Wirklichkeit sind aber in Segment 3 (Fig. 14) nur 5 und in Segment 4 nur 6 Rippenzellen entstanden, da in dem einen Falle nur eine, im anderen Falle zwei Zellen sich geteilt haben.

Gehen wir nun zur Betrachtung von Figur 16 über, so interessieren uns an ihr nur die Verhältnisse in Segment 1. Man beachte, daß die Scheitelzelle zweiten Grades in Segment 1 angelegt wurde und vergleiche mit Figur 11. Suchen wir hier die erste Perikline — . . . — in der mit a, b, c, d bezeichneten Zellfläche wieder auf, so findet man eine Wand, die man nicht mehr als Perikline bezeichnen kann. Die Verlagerung der in Figur 16 mit A B bezeichneten Wand ist so stark, daß man glaubt, eine Antikline vor sich zu haben. Die durch diese Perikline nach unten abgeschnittene Zelle (vergl. Fig. 11) hat hier dieselbe Funktion übernommen, wie die in jedem Segment durch eine erste Perikline abgegliederte Rippenzelle. In Figur 16 hat sie sich bereits in 7 Rippenzellen aufgeteilt, die hier den Anschluß an die von Segment 1 und 2 gebildete Rippe liefern. Die in Figur 11 mit a, b, c, d bezeichnete Zellfläche hat also die Funktion eines Segmentes in einem Segment übernommen. Das Anschlußgewebe der beiden Mittelrippen der Scheitelzellen ersten und zweiten Grades ist demnach sekundär entstanden, und ich bezweifle nicht, daß, wie Kny auch beobachtet haben will, bei Adventivsprossen die Mittelrippen des Mutterthallus und Adventivsprosses durch ein sekundäres Rippengewebe in Verbindung treten können. Während in Figur 16 die Mittelrippe ersten Grades zwei Zellreihen breit bleibt, wird die Mittelrippe hinter der Scheitelzelle zweiten Grades gleich 3—4 Zellreihen breit. Über die Aufteilung in den einzelnen Segmenten ist sonst nichts hinzuzufügen.

An Hand von Figur 16 und Figur 17 können wir ohne Schwierigkeit die Aufteilung von Stufe 16 zu Stufe 17 verfol-

gen. Die unteren Teile von Segment 1 und Segment 2 lassen, mit Figur 14, 15, 16 verglichen, keine weitere Aufteilung mehr erkennen. Ebenso ist in Segment 3 fast ein Stillstand in der Aufteilung eingetreten. Die Randzellen des mittleren Teiles wachsen nur noch schwach, während die äußeren noch eine stärkere Volumenvergrößerung wahrnehmen lassen. Die Folge davon ist eine schwache Einbuchtung, die dauernd erhalten bleibt. Die oben beschriebene eigenartige Verlängerung der Rippenteile nach hinten tritt uns in Figur 4 und 5 deutlich entgegen. Sie scheint mir für *Metzgeria* charakteristisch zu sein, da ich sie oft beobachtet habe. Ich glaube nicht, daß sie bei Exemplaren mit gut ausgebildeter Scheitelbucht von der eben beschriebenen Form abweicht.

Figur 18 stimmt in den wesentlichen Punkten mit Figur 17 überein, sodaß ich auf eine nähere Beschreibung verzichten kann. Die Gabelbucht hat sich stark vergrößert. Der Thallus ist 48 Stunden älter als der vorige und zeigt in dieser Zeit eine enorme Größenzunahme der Segmente, aber keine neue Segmentierung der Scheitelzelle. Erst nach 64 Stunden, wie Figur 19 veranschaulicht, kommt es zur Bildung eines neuen Segmentes. Die Zeit bis zum Auftreten eines neuen Segmentes vergrößert sich also mit zunehmendem Alter der Scheitelzelle. Diese Tatsache allein beweist schon, daß die Versuche Westermaiers, die Wachstumsintensität der Scheitelzelle und Segmente auf Grund einzelner Objekte verschiedener Herkunft feststellen zu wollen, als unzulänglich anzusehen sind, denn die von einem Teilungsschritt der Scheitelzelle bis zum andern verfließende Zeit ist nicht konstant. Figur 17, 18, 19 zeigen, daß, wenn in Figur 17 der erste Teilungsschritt eingeleitet und er in Figur 18 noch nicht beendet ist, die Segmente an Volumen schon fast das doppelte zugenommen haben und noch weiter sich stark vergrößern, während in Figur 19 der erste Teilungsschritt erst beendet ist und der zweite eingeleitet wird. Will man Messungen über Wachstumsintensität machen, so ist unbedingt erforderlich, sie an den aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien ein und desselben Objektes auszuführen und die Zeitintervalle zu berücksichtigen. Drückt man die zeitliche Folge, wie es Westermaier getan, nur nach dem Auftreten der Segmentwände aus, muß man gewisse nicht haltbare Voraussetzungen machen und kommt zu falschen Resultaten. Denn fassen wir als Zeiteinheit diejenige auf, die sich erstreckt

von der Bildung von Segment 10 in Figur 17 bis zur Abschnürung des Segmentes 11 in Figur 19, so liegen dazwischen zwei Wachstumsintervalle der Segmente und nicht eins, wie Westermaier immer annahm. Als Wachstumsintervall bezeichnete Westermaier die Zeit von der Bildung eines Segmentes bis zur Verdoppelung seines Volumens. Dabei setzte er voraus, daß immer nach Verdoppelung des Segmentvolumens ein neues Segment abgeschnitten würde. Träfe diese Annahme zu, so müßte die Scheitelzelle, nachdem sich das Volumen von Segment 10 (Fig. 17) verdoppelt hat, ein neues Segment abschneiden. Dies tut sie aber nicht, sondern das Segment verdoppelt sich noch einmal (Fig. 19), und dann kommt es erst zur Bildung eines neuen Segmentes.

Figur 20 veranschaulicht die letzte der von mir verfolgten Entwicklungsstufen. Die Segmente 1 (dieses bis zur ersten Antikline) 2, 3, 4 und 5, verglichen mit den vorhergehenden Stadien in Figur 19, zeigen einen Stillstand in der Aufteilung, dagegen nehmen die Zellen noch an Volumen zu. Während die Mittelrippe der Scheitelzelle ersten Grades zweireihig weiter entwickelt wird, wird die Scheitelzelle zweiten Grades schon gleich bei Beginn in den jüngsten Segmenten vierreihig angelegt. Wie an Figur 19 schon zu sehen ist, kommt die Vierreihigkeit dadurch zustande, daß jede Rippenzelle innerhalb eines Segmentes sich durch eine Perikline in zwei Rippenzellen zerlegt. Natürlich kann diese Zerlegung noch weiter gehen, doch habe ich sie in meinen Kulturen nicht beobachtet, und sie ist auch für *Metzgeria furcata* nicht charakteristisch. Die Aufteilung der jüngeren Segmente bietet uns nach dem vorher gesagten nichts Neues mehr und kann an Hand der Figur leicht verfolgt werden.

Ich hielt es für zweckmäßig, einen Entwicklungsgang etwas ausführlicher zu schildern, um mich bei der Beschreibung weiterer Entwicklungsreihen anderer Objekte kürzer fassen zu können und jedem die Möglichkeit zu geben, die Analyse anderer Entwicklungsreihen an Hand der Figuren selbständig verfolgen zu können. Im folgenden will ich nun noch einige Abweichungen von diesem Entwicklungsgang besprechen, die ich bei anderen Adventivthalli beobachtet habe, und dann kurz die Entwicklung einiger Thalli aus Sporen von *Metzgeria furcata* und *Metzgeria conjugata* schildern.

Bei dem eben beschriebenen Thallus zeigte die Scheitelzelle eine ganz bestimmte regelmäßige Reihenfolge der Segmentierung. Sie teilte sich erst durch eine Wand, die einer ihrer Seitenflächen parallel war, und schnitt ein Segment ab. Die auf diese Weise neu entstandene Scheitelzelle, die der vorigen gleich gestaltet war, teilte sich dann wieder durch eine Scheidewand, die der ersten fast rechtwinklig aufgesetzt war, dagegen parallel der zweiten Seitenfläche der Scheitelzelle ersten Grades verlief. Die Teilung ging dann so weiter, daß die dritte Wand wieder parallel der ersten verlief, also immer abwechselnd rechts und links je ein Segment abgegliedert wurde. Diesen Fall, der den Normalfall darstellt, kann man fast ausnahmslos beobachten. Im folgenden will ich nun einen Fall schildern, bei dem die Segmente nicht so regelmäßig mit einander abwechseln. Die Entwicklungsreihe beginnt mit Figur I. Die jüngeren Stadien fehlten mir, doch bot die Analyse dieser Entwicklungsstufe keine Schwierigkeit und konnte mit großer Sicherheit durchgeführt werden. Die Bildung der Segmente und ihre Aufteilung vollzieht sich in der schon beschriebenen Weise. In Segment 3 dagegen tritt eine Abweichung vom Aufteilungsmodus ein, die uns bisher noch nicht begegnet ist. Auf die erste Perikline folgt weder eine Antikline noch eine Perikline. Die neu entstandene Wand schneidet die Perikline und hintere Segmentwand in spitzem Winkel. Ebenso verhält sich die drittjüngste Wand, nur daß sie die obere Segmentwand schneidet. In Figur II dagegen beginnt die Aufteilung wieder regelmäßig zu werden, hier folgt auf die Perikline wieder eine Antikline. Figur III zeigt keine Abweichungen, sondern den bekannten Typ. Nur die Scheitelzelle läßt ein ziemlich großes Volumen erkennen, und im folgenden Stadium müßten wir eine auf die letztgebildete auftreffende Wand erwarten. Vergleichen wir damit Figur IV.

Die neue Scheidewand hat hier die Richtung parallel zur letzten, während sie eigentlich senkrecht auf ihr stehen müßte. Eine derartige Abweichung vom Normalfall ist bis jetzt nie beobachtet worden, doch zeigt dieses Objekt klar, daß derartige Fälle, wenn auch selten, möglich sind. Verfolgen wir nun das weitere Verhalten der Scheitelzelle und prüfen wir, ob die Segmentierung nun wieder normal vor sich geht.

Figur V läßt noch keine neue Scheitelzelle erkennen. Segment 6 hat sich bereits durch Perikline und Antikline aufgeteilt,

doch zeigt die dem Scheitel nähere Randzelle ein stärkeres Wachstum. (vergl. Fig. VI).

Suchen wir in Figur VI die Scheitelzelle von Figur V wieder auf, so finden wir sie nicht wieder. Sie hat eigenartigerweise ihre Funktion eingestellt und sich durch zwei Anti- und Perikline geteilt. In Segment 6 dagegen hat sich eine Antikline auf die Antikline schief aufgesetzt und eine neue Scheitelzelle abgeschnitten, die nun die Funktion der aufgeteilten übernimmt.

In Figur VII ist ihre charakteristische Form durch die neu aufgetretenen Wände verloren gegangen, doch ist ihre Segmentierung eine ganz normale, wie aus Figur VIII und IX hervorgeht. Die ursprüngliche Scheitelzelle tritt in rege Teilung (Fig. VII) und hat in Figur VIII infolge stärkeren Wachstums der Randzellen ihren Rand stark verlängert. In Figur IX tritt diese Verlängerung noch stärker hervor und bedingt eine Abdrängung der neuen Scheitelzelle nach rechts.

c) Die Entwicklung des Metzgeria-Thallus aus der Spore.

Metzgeria furcata, Tafel III, Fig. 1—21

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	4. 8. 1926	10 ⁰⁰	2
2	6. 8. "	9 ⁴⁰	4
3	8. 8. "	10 ³⁰	6
4	10. 8. "	9 ¹⁵	8
5	12. 8. "	9 ⁴⁰	10
6	14. 8. "	11 ⁰⁰	12
7	16. 8. "	9 ²⁰	14
8	18. 8. "	9 ³⁰	16
9	20. 8. "	9 ³⁰	18
10	22. 8. "	11 ³⁰	20
11	24. 8. "	9 ⁴⁰	22
12	26. 8. "	9 ³⁰	24
13	28. 8. "	11 ⁰⁰	26
14	30. 8. "	9 ³⁰	28
15	1. 9. "	9 ³⁰	30
16	3. 9. "	9 ⁴⁵	32
17	5. 9. "	10 ⁵⁰	34
18	7. 9. "	9 ⁴⁰	36
19	9. 9. "	9 ¹⁰	38
20	11. 9. "	9 ⁰⁰	40
21	13. 9. "	9 ⁰⁰	42

Metzgeria furcata, Tafel III, Fig. 1 a—20 a.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1 a	3. 8. 1926	4 ⁴⁰	4
2 a	6. 8. "	10 ⁰⁰	7
3 a	8. 8. "	10 ⁰⁰	9
4 a	10. 8. "	9 ³⁰	11
5 a	12. 8. "	10 ⁰⁰	13
6 a	14. 8. "	11 ²⁰	15
7 a	16. 8. "	10 ⁴⁰	17
8 a	17. 8. "	11 ⁰⁰	18
9 a	18. 8. "	9 ⁴⁰	19
10 a	20. 8. "	9 ³⁰	21
11 a	22. 8. "	11 ³⁰	23
12 a	24. 8. "	9 ⁴⁰	25
13 a	26. 8. "	9 ³⁰	27
14 a	28. 8. "	11 ⁰⁰	29
15 a	30. 8. "	9 ⁴⁰	31
16 a	1. 9. "	9 ³⁰	33
17 a	3. 9. "	10 ⁰⁰	35
18 a	5. 9. "	11 ⁰⁰	37
19 a	7. 9. "	10 ⁰⁰	39
20 a	9. 9. "	9 ²⁰	41

Metzgeria furcata Tafel III, Fig. 1 b—16 b

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1b	26. 8. 1926	9 ⁰⁰	5
2b	30. 8. "	10 ⁰⁰	9
3b	1. 9. "	10 ⁰⁰	11
4b	3. 9. "	9 ³⁰	13
5b	7. 9. "	10 ⁰⁰	17
6b	9. 9. "	9 ³⁰	19
7b	11. 9. "	9 ³⁰	21
8b	15. 9. "	10 ⁰⁰	25
9b	17. 9. "	12 ⁰⁰	27
10b	21. 9. "	12 ⁵⁰	31
11b	25. 9. "	10 ³⁰	35
12b	27. 9. "	10 ³⁰	37
13b	1. 10. "	11 ⁰⁰	41
14b	3. 10. "	11 ⁰⁰	43
15b	5. 10. "	10 ⁰⁰	45
16b	7. 10. "	10 ⁰⁰	47

Über die Keimung der Metzgeriasporen liegen noch keine Untersuchungen vor. Ich hatte es mir zur Aufgabe gemacht, die Bedingungen der Keimung der Metzgeriasporen festzustellen, und wenn möglich, die Entwicklung zum Thallus zu verfolgen. Nach einigen mißglückten Versuchen gelang es mir, Sporen auf Agar mit Knop'scher wie auch mit Arthur Meyer'scher Lösung zur

Keimung zu bringen. Das Material sammelte ich am Fuße des Frauenberges und säte es in der vorne beschriebenen Weise aus.

Die reifen Sporen sind kugeltetraëdrisch und zeichnen sich durch eine lebhaft grüne Farbe aus, die sie dem reichen Gehalt an Chlorophyllkörnern verdanken. Das wasserhelle durchscheinende Exospor läßt bei stärkerer Vergrößerung winzige stumpfe Stacheln erkennen, mit denen die ganze Spore besetzt ist, und die in der Aufsicht wie Punkte erscheinen. (Figur 8—9, Tafel IV). Der mittlere Durchmesser der Sporen beträgt 23μ . Nach 10 Tagen war eine auffallende Veränderung an den Sporen wahrzunehmen. Das Volumen hatte auf das Mehrfache zugenommen infolge Vermehrung des Sporeninhaltes, und die Sporen hatten eine etwas längliche Form erhalten. Nach 13—15 Tagen war bei der Mehrzahl ein Zerreißen des Exospors festzustellen.

Figur 1, Tafel III, gibt das jüngste Keimungsstadium wieder. Der zwei Tage alte Sporenkeim zeigt die durchsichtige, geplatzte Sporenhaut, die später kaum noch wahrzunehmen ist und entweder die untere Hälfte der Spore umschließt oder bald abgestreift wird. Die Spore hat erst eine Teilung durchgemacht, die zu zwei ungleichen Zellen führte. Die hintere meist von der Sporenhaut umhüllt bleibende Zelle, wir wollen sie Basalzelle nennen, macht im Normalfall keine Veränderungen mehr durch. (Ausnahmen sollen später erläutert werden.) Nur die vordere frei liegende Zelle, wir nennen sie erste Gliederzelle, ist diejenige, welche durch fortgesetzte Aufteilung den Thallus liefert. Neben diesem Typ der Sporenkeimung, bei dem also erst die Wandbildung nach Aufreißen des Exospors stattfindet, habe ich auch Fälle beobachtet, in denen noch innerhalb der ungeplatzten Sporenhaut die Bildung mehrerer Wände (3—4) sich vollzog. In den meisten Fällen wächst die aufteilungsfähige Zelle dem Licht zu, doch ist dies keine feststehende Regel. Ich habe an meinen Moos- und Farnkulturen den Eindruck gewonnen, als ob die Lage der ersten Keimlingszellen unabhängig vom Licht sei und habe erst mit fortschreitender Entwicklung einen Einfluß des Lichtes feststellen können.

Die vordere Zelle (Gliederzelle) der gekeimten Spore schreitet nun zur weiteren Aufteilung, wie sie Figur 2 wiedergibt. Durch eine Wand in Richtung der Längsachse und eine darauf senkrechte ist die vordere Zelle in 3 Zellen geteilt worden, von denen die rechts vorne liegende dreieckige Zelle als Scheitelzelle angesehen werden muß. Vergleichen wir mit der Entwicklung

der Brutzellen von *Metzgeria furcata*, so finden wir eine genaue Übereinstimmung in der Aufteilungsweise.

In Figur 3 ist durch eine weitere auf die letztgebildete auftretende Teilungswand das erste Segment abgegliedert, und dies sollte sich eigentlich in der schon bekannten Art: Perikline, Antikline, weiter aufteilen.

Figur 4 zeigt, daß nur eine nicht als eigentliche Antikline zu bezeichnende Wand, die die erste Segmentwand in spitzem Winkel schneidet, gebildet worden ist. Damit ist in dem ersten Segment die Aufteilung beendet, wie man durch die ganze Entwicklungsreihe verfolgen kann. In der Randzelle ersten Grades (Fig. 5), unterhalb des zweiten Segmentes, bemerkt man eine kleine Ausstülpung, die durch eine Wand aus der Ecke abgeschnitten ist und die Anlage des ersten Rhizoides darstellt. Die Rhizoiden können hier aus der Thallusfläche hervorgehen oder aus der hinteren nicht mehr aufteilungsfähigen Sporenzelle, der Basalzelle. In dem zweiten und dritten Segment (Fig. 6), wenn ich die zeitliche Entstehungsfolge für die Zählung zugrunde lege, setzt nun durch eine Perikline die Zerlegung in Rippen- und Randzellen ein, genau in derselben Weise, wie ich bei der Brutzellenentwicklung geschildert habe, sodaß ich mich hier kurz fassen und nur auf die Zeichnungen verweisen kann. Die Entwicklung dieses Objektes verläuft vollkommen regelmäßig und kann ohne weiteres an den Zeichnungen abgelesen werden. Erwähnt sei noch, daß eine dauernde Verbreiterung des Thallus scheitelwärts stattfindet, bis er seine Normalbreite erreicht hat. Was die Wachstumsgeschwindigkeit des Sporenthallus, verglichen mit der der Brutzellenthalli, betrifft, so ist das Wachstum der Sporenthalli bedeutend langsamer. Das letzte Objekt dieser Entwicklungsreihe ist 41 Tage alt, und vergleicht man mit dem 37 Tage alten Gabelthallus auf Tafel II, Figur 20, so tritt der Unterschied deutlich zu Tage.

Ich will nun noch einige abweichende Thallusentwicklungen aus der Spore besprechen und dann die Sporenkeimung von *Metzgeria conjugata* schildern.

In Figur 1a haben wir wieder dieselbe Aufteilungsart wie beim vorigen Objekt. Auffällig ist nur, daß hier die kleinere Tochterzelle die Scheitelzelle liefert.

In Figur 3a tritt uns eine Abweichung von der bisher bekannten Segmentierungsart entgegen. Die Scheitelzelle hatte

schon ein erstes Segment abgeschnitten und sollte eigentlich ein zweites Segment gebildet haben. Stattdessen hat die Scheitelzelle eine der Peripherie parallele Bogenwand ausgespannt, die die beiden zuletzt gebildeten Wände im rechten Winkel schneidet. Durch die Bildung dieser Bogenwand ist die wie eine Scheitelzelle aussehende Zelle aufgeteilt worden, und demzufolge tritt in Figur 4a eine Antikline auf. Wir haben hier also in der Zelle die typische Segmentfolge: Perikline, Antikline. Genau in derselben Weise, wie bei der Gabelung in einem Segment eine neue Scheitelzelle sich herausbildet, zeigt hier Figur 5a die Entstehung einer solchen durch Bildung einer Wand, die die letzte Antikline in schiefem Winkel schneidet. In Figur 6a wird scheinbar durch die Wand — — — links neben der Scheitelzelle eine zweite Scheitelzelle gebildet, jedoch zeigen die folgenden Stadien, daß diese Zelle sich nicht mehr teilt. Die neu gebildete Scheitelzelle entwickelt sich ganz normal weiter, (siehe Fig. 7a—20a), und der Thallus läßt besonders schön die allmähliche Verbreiterung erkennen.

Mit diesen beiden Entwicklungsreihen sind aber die Möglichkeiten der Segmentierung noch nicht erschöpft. Ich will daher an Hand von Figur 1b—16b noch eine Aufteilungsweise erläutern.

In Figur 1b begegnet uns wieder die gewöhnliche Art der Segmentierung. Im folgenden Stadium (Fig. 2b) tritt nun schon eine kleine Abweichung auf. Die zuletzt gebildete Wand zeigt einen etwas eigentümlichen Verlauf und zerlegt die Scheitelzelle in zwei gleichgestaltete Zellen. Man sollte nun erwarten, die rechte Zelle würde als Scheitelzelle funktionieren und ein neues Segment bilden. Figur 3b zeigt jedoch die Bildung der neuen Scheitelzelle in der linken Zelle, die eigentlich ein Segment liefern sollte. Daß in dieser Zelle der Segmentcharakter trotzdem vorherrschend ist, läßt das nächste Stadium, Figur 4b, erkennen. Hier tritt in der rechten Zelle, die sich eigentlich von Anfang an zur Scheitelzelle differenzieren sollte, eine neue Wand auf und schneidet ein jüngstes Segment ab, und die links daneben liegende Scheitelzelle stellt ihre Funktion ein und teilt sich nicht mehr auf. Bis Figur 7b verläuft die Entwicklung wieder normal. In Figur 8b stellt jedoch auf einmal auch diese Scheitelzelle ihre Funktion ein, und das zweitjüngste Segment (vergl. Fig. 7b) schneidet in der schon oft beschriebenen Weise

eine neue Scheitelzelle heraus, die sich nun wieder ganz normal weiter segmentiert (vergl. Fig. 8b—16b).

2. Sporenkeimung von *Metzgeria conjugata*,
Tafel III.

Metzgeria conjugata, Tafel III, Fig. I-XVIII.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
I	18. 8. 1926	9 ²⁰	4
II	22. 8. "	12 ⁰⁰	8
III	26. 8. "	10 ³⁰	12
IV	28. 8. "	10 ⁰⁰	14
V	30. 8. "	11 ⁰⁰	16
VI	1. 9. "	10 ³⁰	18
VII	5. 9. "	11 ⁰⁰	22
VIII	7. 9. "	10 ¹⁵	24
IX	9. 9. "	10 ⁰⁰	26
X	11. 9. "	9 ¹⁵	28
XI	15. 9. "	11 ³⁰	32
XII	17. 9. "	10 ³⁰	34
XIII	21. 9. "	10 ³⁰	38
XIV	25. 9. "	10 ⁰⁰	42
XV	27. 9. "	10 ³⁰	44
XVI	3. 10. "	11 ⁵⁰	51
XVII	5. 10. "	11 ⁰⁰	53
XVIII	9. 10. "	11 ⁰⁰	57

Metzgeria conjugata, Tafel III, Fig. Ia-XVIIIa.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
Ia	18. 8. 1926	9 ⁴⁰	5
Ila	20. 8. "	11 ⁰⁰	7
IIla	22. 8. "	12 ²⁰	9
IVa	24. 8. "	10 ³⁰	11
Va	26. 8. "	10 ⁴⁰	13
VIa	28. 8. "	9 ⁴⁰	15
VIIa	30. 8. "	10 ³⁰	17
VIIIa	1. 9. "	11 ⁰⁰	19
IXa	5. 9. "	11 ⁰⁰	23
Xa	9. 9. "	10 ⁰⁰	27
XIa	11. 9. "	9 ³⁰	29
XIIa	15. 9. "	10 ³⁰	33
XIIIa	19. 9. "	10 ³⁰	37
XIVa	23. 9. "	10 ⁰⁰	41
XVa	25. 9. "	10 ³⁰	43
XVIa	27. 9. "	10 ⁰⁰	45
XVIIa	1. 10. "	11 ³⁰	49
XVIIIa	5. 10. "	11 ³⁰	53

Metzgeria conjugata, Tafel III, Fig. 1 f—11 f.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1 f	2. 8. 1926	8 ³⁰	3
2 f	6. 8. "	12 ⁵⁰	7
3 f	10. 8. "	11 ⁰⁰	11
4 f	12. 8. "	10 ³⁰	13
5 f	14. 8. "	10 ³⁰	15
6 f	16. 8. "	10 ²⁰	17
7 f	18. 8. "	11 ⁰⁰	19
8 f	22. 8. "	11 ⁰⁰	23
9 f	24. 8. "	9 ²⁰	25
10 f	28. 8. "	10 ⁰⁰	29
11 f	7. 9. "	9 ²⁰	39

Metzgeria conjugata, Tafel III, Fig. 1 g—9 g.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1 g	10. 8. 1926	11 ⁰⁰	6
2 g	12. 8. "	11 ²⁰	8
3 g	26. 8. "	9 ³⁰	22
4 g	30. 8. "	10 ⁰⁰	26
5 g	1. 9. "	10 ⁰⁰	28
6 g	5. 9. "	10 ⁰⁰	32
7 g	11. 9. "	9 ²⁰	38
8 g	13. 9. "	9 ²⁰	40
9 g	17. 9. "	10 ⁰⁰	44

Metzgeria conjugata, Tafel III, Fig. 1 h—9 h.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1 h	6. 8. 1926	10 ²⁰	7
2 h	12. 8. "	10 ³⁰	13
3 h	14. 8. "	9 ³⁰	15
4 h	16. 8. "	10 ⁵⁰	17
5 h	18. 8. "	9 ⁰⁰	19
6 h	20. 8. "	9 ⁴⁵	21
7 h	22. 8. "	11 ⁴⁰	23
8 h	24. 8. "	9 ³⁰	25
9 h	28. 8. "	10 ³⁰	29

Entwicklung der Thalli aus Sporen.

Das Sporenmaterial wurde von einer Exkursion nach Nassau mitgebracht und in gleicher Weise wie das von *Metzgeria furcata* ausgesät. Größe und Gestalt der *Metzgeria conjugata*-Sporen stimmen genau mit der der Sporen von *Metzgeria furcata* über-

ein. Die Keimzeit, d. h. die Zeit, die bis zum Austreten des Keimschlauches aus der Sporenhaut verläuft, fand ich einmal zu 16 Tagen, das andere Mal zu 10 Tagen.

Die ersten Keimungsvorgänge verlaufen genau so wie bei *Metzgeria furcata*, wie an Hand der Figuren I—XVIII zu sehen ist. Die Segmentierung geht in Reihe I—XVIII ganz normal vor sich in derselben Weise wie bei *Metzgeria furcata*. Insofern zeigt der Thallus eine kleine Abweichung von dem aus der *Metzgeria-furcata*-Spore entwickelten, als die Zahl der Aufteilungswände in den Segmenten nicht so groß, aber das Volumen der Zellen etwas größer ist. Neben Thalli, deren Scheitelregion sich allmählich verbreiterte, fand ich solche, die allmählich eine immer spitzere Form annahmen, wie Reihe I—XVIII zeigt. Ein und dieselbe Kultur wies beide Formen auf.

Eine weitere Entwicklungsreihe ist in Figur Ia—XVIIIa zur Darstellung gebracht. Die Entwicklung verläuft ganz regelmäßig, sodaß ich nach den bisherigen Erläuterungen nur auf die Zeichnung zu verweisen brauche.

Neben diesen normal gestalteten Sporenthalli habe ich bei *Metzgeria conjugata* eine Menge Keimlinge beobachtet, die sich abweichend verhielten. Sie sind in Reihe 1f—11f, 1g—9g und 1h—9h gezeichnet. Figur 1f zeigt das Anfangsstadium einer derartigen abweichenden Keimung. Während wir bisher immer eine Wand senkrecht zur erstgebildeten Sporenteilungswand auftreten sahen, wird hier eine der ersten Wand parallele Wand gebildet und in diesem Falle zunächst ein Fadenstadium durchlaufen. Die Bildung paralleler Wände kann sogar weiter gehen, sodaß ein 3—5zelliges Fadenstadium zustande kommt, das ich öfter beobachten konnte. In diesem speziellen Fall nun entsteht nur eine parallele Wand, auf die sich dann, wie Figur 3f zeigt, eine senkrechte aufsetzt. Dadurch entstehen zwei gleiche Zellen, in deren einer man die Bildung einer Scheitelzelle erwarten sollte. In Figur 4f werden durch zwei neue Wände Quadranten gebildet, von denen der rechte vordere die Scheitelzelle darstellt und, wie Figur 6f zeigt, ein Segment abschneidet. Damit stellt aber die Scheitelzelle ihre Funktion ein, die Zellen wachsen nur noch etwas und gehen dann schließlich in den Ruhezustand über. Vorher war jedoch in der Basalzelle, Figur 2f, eine Wand aufgetreten, was wir bis jetzt noch nicht kennen gelernt haben, da in allen bisherigen Fällen die Basalzelle ungeteilt blieb. Diese in

der Basalzelle neu abgeschnittene Zelle vergrößert sich immer mehr, und in Figur 7f macht sie dieselben Teilungen durch, wie im Normalfall die Gliederzelle. Hier entwickelt sich also ein Thalluslappen nachträglich aus einer Basalzelle, nachdem vorher der erstgebildete Thallus aus der Gliederzelle in den Ruhezustand eingetreten ist. Neben dieser Möglichkeit ist auch der Fall zu beobachten, daß eine Spore 2—3 Thalli bildet, wie aus Figur 1g—9g ersichtlich ist. Die Gliederzelle teilt sich zuerst wieder in 4 Quadranten, von denen dann der rechte und linke vordere Quadrant je eine Scheitelzelle liefern. Figur 3g zeigt die beiden Scheitelzellen. Aber nur die rechte entwickelt sich (vergl. die folgenden Stadien) normal weiter. Allerdings ist der gebildete Thallus zuerst nur 2 Zellreihen breit. Erst allmählich erstarkt er. Die linke Scheitelzelle hört bald auf zu funktionieren. Als Korrelationserscheinung sehen wir dann in Figur 7g in der Randzelle des linken unteren Quadranten die Bildung einer Scheitelzelle sich vollziehen, die wieder einen Thallus liefert.

Die Entwicklungsreihen 1h—9h stellen ähnliche Abweichungen dar, auf die ich nicht näher einzugehen brauche. Die angeführten Fälle zeigen also, daß die Möglichkeiten der Segmentierung und Scheitelzellbildung äußerst mannigfaltig sind. Erwähnt sei noch, daß die Bildung von Brutzellen schon an 7—8 Wochen alten Thalli zu beobachten ist.

II. Entwicklung einiger Farnprothallien von der Spore bis zur Geschlechtsreife.

A) Allgemeines über die Sporenkeimung der Farne.

Nicht alle Farnsporen keimen sofort oder bald nach der Aussaat. Frisch gesammeltes Material z. B. von *Asplenium septentrionale* wollte trotz mehrmaliger Aussaat in größeren Zeitabständen sich nicht entwickeln. Auch die Einwirkung von Nachfrösten auf die Sporen hatte keinen Einfluß auf die Keimung. In machen Kulturen jedoch keimten ca. 1—2⁰/₁₀₀ der Sporen, deren Keimlinge aber äußerst langsam sich entwickelten. In ähnlicher Weise verhielt sich *Aspidium oreopteris*. Hier keimten

die Sporen in größerer Anzahl aus, doch blieb die Weiterentwicklung der Keimlinge bald stehen. Auch mehrmalige Aussaat auf verschiedenen Nährböden änderte nichts an dieser Erscheinung. Die Sporen müssen also vielleicht erst eine Ruheperiode durchmachen ehe sie normal keimen können, wie ja bei *Asplenium septentrionale* eine Überwinterung der Sporen, die erst sehr spät reifen, wohl notwendig ist. Die Keimung der Farnsporen ohne Ruheperiode geht bei ein und derselben Art nicht zu gleicher Zeit vor sich, sondern man findet immer Sporen, die mehrere Tage, ja Wochen später auskeimen. Als Keimzeit wollen wir die Zeit bezeichnen, nach der die Keimung der ersten Sporen erfolgt und als ihren Beginn das Platzen des Exospors ansehen. Folgende Tabelle gibt die Keimzeiten der von mir untersuchten Arten wieder.

N a m e	Zeit des Einsammelns	Tag der Aussaat	Tag der Keimung	Keimzeit in Tagen
<i>Aspidium Braunii</i> Sp.	1926	25. 5. 26	6. 6. 26	12
<i>Dryopteris cristata</i> L.	1926	25. 5. 26	31. 5. 26	6
<i>Dryopteris rigida</i> Hoffm.	1926	11. 7. 26	17. 7. 26	6
<i>Scolopendrium vulgare</i> Smith	24. 7. 26	24. 8. 26	3. 9. 26	10
<i>Aspidium oreopteris</i> Sw.	25. 8. 26	26. 9. 26	3. 10. 26	7
<i>Asplenium septentrionale</i> L.	8. 8. 26	15. 8. 26	5. 9. 26	21
<i>Blechnum brasiliense</i> Raddi	6. 8. 26	24. 8. 26	30. 8. 26	6
<i>Osmunda claytoniana</i> L.	12. 5. 26	18. 5. 26	30. 5. 26	2
<i>Osmunda gracilis</i> Link	15. 6. 26	9. 7. 26	12. 7. 26	3
<i>Asplenium viride</i> Huds.	1924	10. 5. 26	keimt nicht mehr	
<i>Asplenium adunatum</i> Milde	1924	10. 5. 26	" " "	
<i>Woodsia ilvensis</i> (L.) Bab.	1924	10. 5. 26	" " "	

Die Keimzeit ist, wie die Tabelle ergibt, äußerst verschieden, am kürzesten bei *Osmunda claytoniana* und am längsten bei

Asplenium septentrionale, wie überhaupt die *Asplenium*-arten verhältnismäßig viel Zeit zur Keimung brauchen. Ganz allgemein ist die Keimzeit eine Funktion des Alters der Sporen und nimmt mit diesem zu.

Die Keimdauer, die Zeit während der die Sporen keimfähig bleiben, erstreckt sich über außerordentlich große Intervalle. Während bei *Asplenium adulterinum*, *Asplenium viride* und *Woodisia ilvensis* die Sporen nach etwa 1 Jahr ihre Keimfähigkeit schon eingebüßt hatten, sind Fälle bekannt geworden, in denen Sporen aus Herbarmaterial mit einem Alter von 48 Jahren noch auskeimten.

Wie anfangs erwähnt, keimten die Sporen von *Asplenium septentrionale* nicht oder nur mit sehr geringem Prozentsatz. Man wird die Frage aufwerfen müssen: »Wie verhalten sich überhaupt die Sporen in der Natur?« Zunächst wollen wir die Sporen einteilen in zwei Gruppen: 1. die früh zur Reife gelangenden und 2. die spät reifenden Sporen. Betreffs der Weiterentwicklung der früh reifenden Sporen könnte man an drei Möglichkeiten denken. Entweder könnten die Sporen noch in demselben Jahre keimen und Prothallien mit Sexualorganen und Embryonen bilden, oder aber die Prothallien könnten kleiner oder größer überwintern und erst im folgenden Jahr Sexualorgane und Embryonen entwickeln. Die dritte Möglichkeit wäre die, daß die Sporen erst im nächsten Jahr zur Keimung kämen. Letzteres ist wahrscheinlich der Fall bei den spät reifenden Sporen. An ausreichenden biologischen Beobachtungen im Freien fehlt es bisher. In der Literatur wird nur einmal von Lagerberg mitgeteilt, daß er überwinterte Gametophyten von *Asplenium trichomanes* und *Polypodium vulgare* beobachtet habe. Von ihm im Juli gefundene Prothallien dieser Art, die schon weit entwickelt waren, könnten sehr wohl in demselben Jahre schon aus Sporen entstanden sein, da nach den Beobachtungen von Döpp, Gerhardt, Waldmann und mir ihre Entwicklungsdauer bis zur Geschlechtsreife nur einen bis einige Monate beträgt.

B. Entwicklung des Prothalliums von
Aspidium Braunii, Tafel V.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	9. 6. 1926	5 ²⁵	3
2	11. 6. "	4 ³⁰	5
3	14. 6. "	4 ⁴⁵	8
4	16. 6. "	4 ⁴⁰	10
5	18. 6. "	4 ⁵⁰	12
6	21. 6. "	3 ⁰⁰	15
7	24. 6. "	10 ⁴⁵	18
8	26. 6. "	2 ³⁰	20
9	28. 6. "	11 ³⁰	22
10	30. 6. "	11 ⁴⁵	24
11	2. 7. "	10 ⁴⁵	26
12	4. 7. "	11 ³⁰	28
13	6. 7. "	10 ⁴⁵	30
14	8. 7. "	5 ⁰⁰	32
15	10. 7. "	3 ⁰⁰	34
16	11. 7. "	11 ³⁰	35
17	14. 7. "	5 ⁰⁰	38
18	16. 7. "	4 ⁰⁰	40
19	18. 7. "	1 ⁰⁰	42

Die Sporen zeigen elliptische oder unregelmäßig kugelige Form. Ihr Längsdurchmesser beträgt bei 40 Messungen im Mittel 57μ , der Querdurchmesser 38μ . Die äußere Sporenhaut ist braun bis braunschwarz, mit zahlreichen Stacheln besetzt (Fig. 1, Tafel IV) und umschließt eine Zelle von der Gestalt eines Ellipsoids, die schon im Ruhezustand Chlorophyll enthält und eine farblose Haut besitzt, welche jedoch erst bei der Keimung sichtbar wird, nachdem die äußere Sporenhaut aufgeplatzt ist. Sie wird zuweilen abgeworfen. Durch eine Öffnung der farblosen zweiten Haut schiebt sich dann die Sporenzelle, deren Haut allein die Cellulosereaktion gibt, hindurch.

Unmittelbar darauf streckt sich die Sporenzelle in die Länge und bildet eine kleine Ausstülpung, die durch eine Wand abgeschnitten wird und das erste Rhizoid liefert. Es enthält sehr wenig Chlorophyll und wird in unserem Falle (Fig. 1) auf der Obenseite der Sporenzelle gebildet. In den meisten Fällen jedoch liegt es auf der Längsachse der Sporenzelle. Die Sporenzelle selbst teilt sich durch eine Querwand in 2 Zellen, von denen die nach vorn abgeschnittene das meiste Chlorophyll enthält und als erste Gliederzelle bezeichnet werden soll. Die andere Zelle wollen wir Basalzelle nennen. Figur 1 gibt dieses Stadium wieder. Das Objekt ist drei Tage alt. In Figur 3

hat die erste Gliederzelle eine neue Teilung erfahren, die zur Bildung einer zweiten Gliederzelle führte, und durch fortgesetzte Teilung der letzten Gliederzelle entsteht ein fadenförmiges Gebilde. Figur 4 zeigt Basalzelle und die drei Gliederzellen. Die letzte Gliederzelle oder Endzelle enthält das meiste Chlorophyll.

Die Länge des Fadens hängt von der Beleuchtung ab. Bei guter Beleuchtung ist er kurz und besteht nur aus drei bis 4 Zellen, bei ungünstigeren Lichtverhältnissen dagegen erreicht er eine größere Länge. In Figur 4 ist das Fadenstadium, der erste Abschnitt in der Prothalliumentwicklung, beendet, und nun setzt die flächenförmige Aufteilung ein, die ich jetzt näher besprechen will.

Im allgemeinen wird bei der Anlage der Fläche die Endzelle durch eine Längswand halbiert, doch kommen bei anderen Farnarten auch andere Modifikationen vor, auf die ich später noch eingehen werde.

In Figur 5 ist die Endzelle durch eine Längswand nahezu halbiert worden. Dann hat sich zwischen Außenwand der Gliederzelle und Längswand eine neue Membran ausgespannt und dadurch den für die Entwicklung wichtigsten Teilungsschritt vollzogen, nämlich den, der die Bildung einer Scheitelzelle herbeiführte. Die ganze Fläche des Prothalliums leitet sich von der Endzelle ab. In vielen Fällen tritt in den vorletzten Gliederzellen überhaupt keine Aufteilung mehr ein, in diesem Falle allerdings teilt sich auch die vorletzte Gliederzelle noch rege auf. Verfolgen wir nun die Entwicklung des Vorkeims weiter.

In Figur 5 war bereits die Scheitelzelle gebildet, und wir müßten nun eine erste Segmentwand in ihr erwarten. Figur 6 dagegen, die ein drei Tage älteres Stadium darstellt, läßt eine schon von Metzgeria bekannte Abweichung erkennen. Es ist eine der letztgebildeten Wand parallele erste Segmentwand entstanden. Zugleich ist die vordere rechte Randzelle zu einer Papille ausgewachsen. In den folgenden Stadien setzt nun die Aufteilung ganz regelmäßig ein, und Figur 8 zeigt schon die Bildung einer Scheitelbucht. Der Vorkeim reagiert nun empfindlicher auf die Beleuchtung und läßt eine schwache Krümmung dem Lichte zu wahrnehmen.

Die Funktion der Scheitelzelle ist nicht unbegrenzt. Nach der Bildung von 5 Segmenten stellt sie ihre Tätigkeit ein. Zwei

Segmente liegen auf der rechten und drei auf der linken Seite. Es ist damit nicht gesagt, daß die Scheitelzelle immer nach der Bildung von 5 Segmenten aufhört sich zu teilen. Die Zahl der gebildeten Segmente schwankt nach meinen Beobachtungen für *Aspidium Braunii* zwischen 5 und 8. Das letzte Segment können wir in Figur 11 erkennen, wo es noch einzellig ist.

Figur 12 zeigt, daß die Scheitelzelle ihren bisherigen Teilungsmodus eingestellt hat und durch eine Perikline in eine innere Flächenzelle und eine Randzelle zerlegt wird. Das letzte Segment teilt sich ebenfalls durch eine Perikline auf, auf die dann eine antikline Wand folgt, die die Randzelle in zwei gleichgestaltete Zellen zerschneidet. In diesen wiederholt sich dann die eben beschriebene Teilungsweise, die schon von der Aufteilung der Segmente her bekannt ist. In letzteren selbst ist, wie aus Figur 12 ersichtlich, in den durch die ersten Periklinen nach innen abgeschnittenen Zellen eine rege Aufteilung vor sich gegangen.

Während in den meisten Fällen die Aufteilung der Flächenzelle zurückbleibt hinter der der Randzelle, zeigt Figur 14, daß in dem jüngsten Segment und der ehemaligen Scheitelzelle gerade das Umgekehrte der Fall ist. Die Flächenzelle des jüngsten Segmentes hat hier mehr Zellen gebildet als die Randzelle. In Figur 15 haben jüngstes Segment und ehemalige Scheitelzelle eine Reihe gleichwertiger Randzellen durch Aufteilung nach der bekannten Teilungsfolge geliefert. Die der Mediane zunächst liegenden Zellen bleiben die aufteilungsfähigsten, während die weiter nach außen liegenden bald in Dauergewebe übergehen.

In den jüngeren Entwicklungsstadien (vergl. Fig. 1—11) bestand der Vegetationspunkt nur aus der Scheitelzelle, die in lebhafter Teilung begriffen war. In Figur 16 dagegen wird der Vegetationspunkt von mehreren gleichwertigen aus dem jüngsten Segment und der ursprünglichen Scheitelzelle gebildeten Randzellen eingenommen; wir haben jetzt eine sogenannte Scheitelkante. Bei anderen Farnen konnte ich beobachten, daß auch der Fall eintritt, daß entweder nur die Scheitelzelle oder nur das letzte Segment an der Bildung der Scheitelkante beteiligt ist. Letztere teilt sich nun nicht so auf, daß immer regelmäßig Perikline und Antikline miteinander abwechseln, sondern es liegen alle Möglichkeiten vor, die uns schon bei *Metzgeria* begegnet sind, wie an Hand von Figur 16 abgelesen werden kann.

An *Aspidium Braunii* hatte ich zum ersten Male Gelegenheit, die Bildung von Spaltöffnungen auf Prothallien zu beobachten, deren Vorkommen bisher noch nicht bekannt war. In den Figuren 16—19 sind sie durch Einzeichnen der Chlorophyllkörner deutlich hervorgehoben. Die Bildung der Spaltöffnungen geht analog der der höheren Pflanzen vor sich und wird dadurch eingeleitet, daß eine Prothalliumzelle ihren Chlorophyllinhalt stark vermehrt und sich dann durch eine Wand in zwei Zellen zerlegt. Nach 1—2 Tagen ist die Bildung eines elliptischen Spaltes deutlich wahrnehmbar. Spaltöffnungen habe ich auf mehrschichtigem Gewebe wie auf Flügeln festgestellt. Auf anderen älteren Prothallien konnte ich langgestreckte tracheidale Zellen beobachten, die in Reihen zu 1—2 lagen und 2—4 mal so lang und $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ mal so breit wie ausgewachsene Prothalliumzellen waren.

An Totalpräparaten dieser Prothallien mit Spaltöffnungen habe ich in einigen Zellen Doppelkerne festgestellt. Die beobachteten Tatsachen seien hier mitgeteilt und mögen eine Anregung zur Untersuchung dieser interessanten Verhältnisse geben. Ich möchte noch auf folgendes aufmerksam machen, was ich nebenher beobachtet habe:

1. Prothallien mit Spaltöffnungen zeigten Doppelkerne, die besonders gut auf einschichtigen Flügeln zu sehen waren. Dabei hatten alle der Doppelkernzelle anliegenden Zellen einen Kern, demnach kann eine Pseudomixis nicht eingetreten sein.

2. Prothallien ohne Spaltöffnungen mit reifen Spermatozooiden und jungen Archegonien hatten teils Doppelkerne, teils einkernige Zellen. Die Doppelkerne waren von gleicher Größe und lagen immer dicht beieinander.

Figur 17, 18, 19 zeigen in schöner Weise, daß die Scheitelscheitelkante nur von der Scheitelzelle und dem jüngsten Segment gebildet ist. Während anfangs die Aufteilung in den Flächenzellen stärker war (Fig. 14, 15, 16), ist in Figur 18 und 19 zu konstatieren, daß die Randzellen sich in stärkerem Maße vermehrt haben, und daß die Scheitelbucht an Tiefe zugenommen hat.

Im folgenden soll nun auf die Entwicklung der einzelnen Segmente etwas näher eingegangen werden.

Betrachten wir z. B. etwas genauer Segment 3, also das in Figur 8 zuletzt abgeschnittene. Hier konvergieren die Segmentwände schwach in der Richtung nach außen, während dies bei einem älteren Segment nicht mehr der Fall ist, wie das links

daneben liegende erste Segment zeigt. Die Längswände divergieren hier nach außen. In Figur 12 sieht man ganz deutlich, daß in diesem Falle die Segmentwände nach außen konvergieren. Dasselbe kann man auch an Segment 4 feststellen. Jedoch wird diese Konvergenz nicht dauernd beibehalten, sondern allmählich durch regere Aufteilung in den Randzellen in eine Divergenz übergeführt, wie man an den folgenden Entwicklungsstadien leicht erkennen kann.

Hand in Hand mit dem Wachstum geht nun eine Formveränderung der Segmente. Die ursprünglich nach dem Scheitel zu stark konkav gekrümmten Hauptsegmentwände erscheinen in Figur 18, 19 teilweise als gerade Linie. Dies kommt dadurch, daß die vorderen Segmentteile sich stark verbreitern. Die Krümmung ihrer Wände wird daher von einer gegen den Scheitel konkaven in eine konvexe übergeführt. Den Übergang vermitteln natürlich die in Figur 18 und 19 gerade gestreckt erscheinenden Segmentwände.

Nachdem wir nun die Entwicklung der Segmentform kennen gelernt haben, soll im folgenden etwas näher auf die Vorgänge eingegangen werden, die sich in ihrem Innern abspielen.

Eingeleitet wird die Aufteilung eines Segmentes in der Regel durch eine Querwand, die eine Zerlegung in eine innere Flächenzelle und eine Randzelle vollzieht. Daß bei *Metzgeria furcata* die erste Teilungswand eine Antikline sein kann, habe ich schon beschrieben, und bei *Osmunda* habe ich diesen Fall auch beobachtet. Im allgemeinen wird jedoch bei den Farnen die erste Segmentteilung von einer Wand quer zur Segmentrichtung (Periklinen) vollzogen. In Figur 8 zeigt das rechts liegende Segment diesen Fall. Die Entstehung dieser ersten Wand kann mit der neuen Teilung der Scheitelzelle zusammenfallen, oder das jüngste Segment teilt sich, ohne daß die Scheitelzelle eine neue Teilung vollzieht. Oder aber, das Segment teilt sich erst dann, nachdem das nächstfolgende gebildet ist.

Zur Veranschaulichung der Vorgänge innerhalb eines Segmentes wollen wir in Figur 8 das rechtsliegende zweitjüngste Segment etwas genauer betrachten. Die Teilung der Randzelle geht im allgemeinen so vor sich, daß auf die Querwand eine Längswand folgt; seltener wird noch eine Querwand gebildet. In Figur 9 hat sich das Segment regelmäßg aufgeteilt; auf die

Längswand folgten wieder zwei Querwände. Damit werden die beiden Randzellen wieder in eine innere und äußere zerlegt. Auf diese Querwände folgen wieder Längswände, wie aus Figur 10 ersichtlich ist, und durch abwechselnde Quer- und Längswände findet eine immer weitere Aufteilung der neu gebildeten Randzellen statt. Bisweilen treten unregelmäßige Teilungen auf.

Das stärkste Wachstum findet in den äußeren Teilen des Segmentes statt, und zwar in den der Mediane zunächst liegenden Randzellen, wie man aus der Abdrängung der mit — — bezeichneten ersten Längswand erkennen kann. Die rechts der letztgebildeten Wand liegenden Randzellen teilen sich hier nicht mehr und gehen in Dauergewebe über. Die Prothalliumfläche geht in den meisten Fällen fast nur aus den Randzellen eines Segmentes hervor. In diesem Falle zeigen jedoch auch die Flächenzellen eine rege Teilung, sodaß die Segmente ziemlich lang werden, worauf ich vorhin schon hingewiesen habe.

Was die Form der Zellen eines älteren Prothalliums betrifft, so kann man immer die Feststellung machen, daß die größte Längenausdehnung der Zellen die Richtung der Segmentwände hat, während die Zellen der Mittelrippe in Richtung der Mediane gestreckt sind. Dies ist von besonderer Bedeutung für die Leitung des von den Rhizoiden aufgenommenen Wassers, welches auf der Längeneinheit weniger Membranen zu passieren hat, wenn es die Zellen in der Längsrichtung durchströmt. Die Bildung von Rhizoiden ging sowohl auf der Ober- wie Unterseite, als auch aus der Seite der Prothallien vor sich.

Im folgenden soll noch über die Geschlechtsverhältnisse etwas mitgeteilt werden.

Antheridien habe ich zuerst an 33 Tage alten Prothallien beobachtet, und zwar traten sie auf der Ober- wie Unterseite auf. Die Form der Antheridien war sehr verschieden, sie stimmten aber in ihrem Bau mit den bekannten Formen überein. Neben kurz- und langgestielten Antheridien fand ich zwei nebeneinanderliegende, die auf einem gemeinsamen Stiel emporgehoben und wahrscheinlich durch Gabelung entstanden waren. Bisweilen war nur eins dieser Doppelantheridien vollständig entwickelt, während das andere steril war und eine Papille trug.

Archegonien traten erst 10—14 Tage später auf. Ich konnte sie auch auf der Oberseite feststellen. Auf gut entwickelten Exemplaren betrug ihre Zahl 10—20 Stück. Nicht alle Prothal-

lien waren fruchtbar. Neben Prothallien mit Antheridien und solchen mit Antheridien und Archegonien fand ich einige, die vollkommen steril waren und blieben und auch keine Apogamie zeigten. Dagegen fand ich apogame Höcker auf Prothallien mit gut ausgebildeten männlichen und weiblichen Sexualorganen. Adventivbildungen an sterilen Vorkeimen konnte ich des öfteren feststellen.

C. Untersuchungen über die Prothallien einiger anderen Farne.

1. Prothalliumentwicklung von *Osmunda gracilis*, Tafel IV.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	13. 7. 1926	9 ¹⁵	2
2	15. 7. "	9 ¹⁰	4
3	17. 7. "	8 ⁰⁵	6
4	18. 7. "	5 ⁴⁰	7
5	19. 7. "	4 ²⁰	8
6	20. 7. "	5 ³⁰	9
7	21. 7. "	4 ⁰⁰	10
8	22. 7. "	9 ³⁰	11
9	24. 7. "	9 ⁰⁰	13
10	26. 7. "	11 ¹⁰	15
11	30. 7. "	11 ⁰⁰	19
12	1. 8. "	9 ³⁰	21
13	3. 8. "	11 ³⁰	23
14	5. 8. "	10 ²⁰	25
15	9. 8. "	10 ⁴⁰	29
16	13. 8. "	10 ³⁰	31
17	17. 8. "	11 ⁰⁰	35
18	21. 8. "	9 ²⁰	39
19	25. 8. "	10 ⁰⁰	43
20	29. 8. "	11 ⁰⁰	47
21	4. 9. "	11 ⁰⁰	53
22	8. 9. "	11 ⁰⁰	57

Die Sporen sind kugeltetraëdrisch und zeichnen sich durch eine lebhaft grüne Farbe aus, die sie dem Gehalt an Chlorophyllkörnern verdanken. Abgesehen von den Größenunterschieden, haben die Osmundasporen große Ähnlichkeit mit den Sporen von Metzgeria. Die wasserhellen Membranen erscheinen infolge kleiner gewellten Hervorragungen feingrubig und lassen 3 an einem Punkte sich treffenden Leisten erkennen, die Aufriß-Stellen der Spore. (Fig. 11, Tafel IV.) Der Durchmesser der Sporen schwankt von 36 μ bis 68 μ . Schon 2—3 Tage nach der Aussaat war ein Zerreißen der Haut an den vorhin erwähnten Rißstellen zu beobachten.

Aus der geplatzen Sporenhaut schiebt sich nun die Sporenzelle und schneidet durch eine kleine Wand ein erstes Rhizoid ab. In Figur 1, Tafel IV, ist der zwei Tage alte Vorkeim abgebildet. Es ist hier bereits zu 2 Teilungen gekommen, von denen eine ein Rhizoid liefert und die andere die Prothalliummutterzelle in zwei Zellen zerlegt. Was die zeitliche Folge der beiden Wände betrifft, so können, wie im vorliegenden Falle, rhizoidabschneidende Wand und Teilungswand der Prothalliummutterzelle zur gleichen Zeit gebildet werden, es kann aber auch die Abschneidung des Rhizoides vorausgehen. Die vordere Tochterzelle hat den größten Chlorophyllgehalt und streckt sich in die Länge, die geplatze Sporenhaut vor sich her schiebend. In Figur 2 sind noch keine neuen Wände gebildet, nur das Volumen der Zellen hat bedeutend zugenommen. Man sollte erwarten, daß nach Streckung der vorderen Tochterzelle in ihr eine der Teilungswand parallele Wand gebildet würde. Dies ist jedoch nicht der Fall, wie Figur 3 zeigt. In der vorderen Tochterzelle setzt sich auf die Querwand eine Längswand auf, — — gezeichnet, und die hintere Tochterzelle erfährt eine gleiche Teilung. Auf diese Weise werden vordere und hintere Tochterzelle in je zwei Zellen zerlegt, sodaß ein flächenförmiges Gebilde von 4 Zellen entsteht, die wie Kreisquadranten angeordnet sind. Rechte und linke vordere Tochterzelle erfahren nun eine Teilung parallel der ersten Querwand, und die rechte neu gebildete Zelle hat sogar noch eine weitere Wand gebildet, welche eine dreieckige Zelle herauschneidet, die scheinbar die Scheitelzelle des Prothalliums darstellt. In Wirklichkeit liefert jedoch, wie die weitere Entwicklung zeigt, der linke Quadrant, dessen Entwicklung wir jetzt weiter verfolgen wollen, die Scheitelzelle.

Mit der Entstehung der Querwand (Fig. 3) ist die Bildung der Scheitelzelle in dem linken Quadranten vollendet. Figur 4 zeigt das folgende Stadium, das schon mit der Abgliederung eines Segmentes begonnen hat. Auf die letzt gebildete Wand setzt sich nun in Figur 5 wieder eine Antikline auf. Während in Figur 4 der Winkel der zweischneidigen Scheitelzelle ein rechter war, geht er bei der Segmentierung in einen immer spitzeren Winkel über. Figur 6 zeigt diese Umgestaltung sehr deutlich, wobei auch die Größe der Scheitelzelle stark abgenommen hat. In der Segmentierung tritt insofern eine uns schon öfter begegnete Abweichung auf, als auf die in Figur 5 zuletzt entstandene Seg-

mentwand nicht eine senkrechte, sondern eine parallele Segmentwand folgt. Diese Unregelmäßigkeit steht in enger Beziehung zu einer allmählichen Umgestaltung des Vorkeims derart, daß die Scheitelzelle, die ursprünglich seitlich angelegt war, immer mehr in die Mediane gedrängt wird. Dadurch, daß nur die vordere Hälfte des linken Quadranten an der Bildung des Vorkeims teilnimmt, verbreitert sich dieser nicht sofort, sondern nimmt eine langgestreckte Form an. Erst später, bei der Aufteilung der Scheitelzelle, tritt eine Verbreiterung ein. Die Scheitelzelle segmentiert sich noch eine Zeit lang normal weiter (Fig. 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14) und stellt dann nach der Bildung von 11 Segmenten ihre Tätigkeit ein.

In Figur 15 setzt die Aufteilung der Scheitelzelle mit einer Periklinen ein, auf die eine Antikline folgt. Die Aufteilung geht in derselben Weise vor sich wie bei *Aspidium Braunii*, sodaß ich hier nicht näher darauf einzugehen brauche. Der Leser möge selbst an Hand der Figuren 15—22 die Aufteilungsweise in der Scheitelzelle verfolgen. Erwähnt sei noch, daß an der Bildung der Scheitelbucht nicht Scheitelzelle und letztes Segment teilnehmen wie bei *Aspidium Braunii*, sondern nur die Scheitelzelle. Während bis hierher nur ein langgestrecktes Vorkeimstadium durchlaufen wurde, setzt jetzt die Bildung einer wohlentwickelten Scheitelbucht ein, und damit eine immer stärker werdende Verbreiterung des Prothalliums, wie die folgenden Figuren zeigen. Auf die Abdrängung der einzelnen Segmente sei noch einmal besonders hingewiesen. Charakteristisch ist, daß hier zu beiden Seiten des Vorkeims fast immer eine Menge Rhizoiden gebildet werden.

Die Entwicklung der Prothalliumfläche ging hier von dem linken Kreisquadranten aus. Wir wollen jetzt das Verhalten der übrigen Quadrantenzellen verfolgen. Die beiden hinteren Quadranten (Fig. 4) teilen sich nicht mehr auf, sondern bilden nur noch Rhizoiden. Dagegen ist der rechte vordere Quadrant durch eine Querwand in eine vordere und hintere Tochterzelle zerlegt worden. Beide Tochterzellen erfuhren dann eine Teilung durch eine Längswand, sodaß die vordere rechte Tochterzelle in ihrem Verhalten der linken gleichkommt, also Scheitelzelle und jüngstes Segment darstellt.

Figur 5 zeigt die Segmentierung dieser Scheitelzelle, die dieselben Unregelmäßigkeiten aufweist, wie sie in Figur 6 bei

der Funktion der Scheitelzelle des linken Quadranten schon besprochen wurden. Es werden also auch hier zwei Segmente parallel auf derselben Seite abgeschnitten. Allerdings läuft ihre Entwicklung der des linken Quadranten voraus. Damit hat aber auch diese Scheitelzelle ihre Funktion eingestellt und der Quadrant die einzige Veränderung während der Entwicklung des Prothalliums erfahren. Die Zellen nehmen eine Weile nur noch an Volumen zu und gehen dann in Dauergewebe über. Die Bildung zweier Scheitelzellen in den vorderen linken und rechten Quadranten, von denen eine, sei es die linke oder rechte, beide Fälle sind häufig, ihre Funktion bald einstellt, habe ich fast immer beobachtet, doch kommen auch Fälle vor, in denen nur ein Quadrant eine Scheitelzelle ausbildet.

Bisher hatten wir immer die Anlage einer Scheitelbucht von der Scheitelzelle ausgehen sehen. Die Bildung einer Scheitelbucht kann jedoch auch ohne Mitwirkung der Scheitelzelle oder des jüngsten Segmentes erfolgen. (Tafel X, Fig. 1a—13a). Ein solcher Fall soll jetzt besprochen werden.

Die Aufteilung in den ersten Entwicklungsstadien bietet, wie die Figuren 1a—4a zeigen, nach dem bisher gesagten nichts Neues mehr. Es kommt auch hier zur Ausbildung zweier Scheitelzellen in den Tochterzellen der linken und rechten Quadranten, von denen wieder die des linken Quadranten den Vorkeim liefert. Die Funktion der Scheitelzelle geht nach den Figuren 5a, 6a und 7a normal vor sich. In Figur 7a zeigt sich das letzte Segment in der Randzelle durch eine mit — — bezeichnete Schrägwand geteilt.

In Figur 8a ist die Scheitelzelle, die ihre charakteristische Form verloren hat, aufgeteilt und in eine vordere und hintere Tochterzelle zerfallen. Das folgende Stadium zeigt Figur 9a. Die mit — — bezeichnete Schrägwand in der Randzelle des jüngsten Segmentes hat eine dreieckige Zelle herausgeschnitten, die sich wie eine Scheitelzelle verhält und bereits ein Segment gebildet hat. Die obere Tochterzelle der aufgeteilten Scheitelzelle bildet ebenfalls eine Schrägwand und geht damit in den Ruhezustand über. In Figur 9a ist auch die Segmentierung der neu gebildeten Scheitelzelle zur Ruhe gekommen, und die Figuren 10a, 11a und 12a lassen keine Veränderungen mehr erkennen. Die ursprüngliche Scheitelzelle und die beiden jüngsten Segmente

sind in Dauergewebe übergegangen. Trotzdem hat der Vorkeim einen Vegetationspunkt. Figur 12a läßt den Beginn der Scheitelbuchtbildung erkennen. In den nun folgenden Stadien, von denen ich die Figuren wegen Platzmangels fortlassen mußte, bildet sich die Scheitelbucht ganz normal weiter. Untersuchen wir nun ihre Entwicklung etwas genauer.

Da der Vegetationspunkt durch den Übergang von Scheitelzelle und den beiden jüngsten Segmenten in Dauergewebe verloren gegangen ist, muß sich ein neuer bilden. In Figur 9a setzt schon eine rege Aufteilung in den Randzellen des zweiten Segmentes nach dem bekannten Modus: Perikline, Antikline, Perikline usw. ein. Verfolgen wir in Figur 7a die beiden mittleren Randzellen des zweiten Segmentes in ihrer Entwicklung, so zeigt sich bald, daß die linke mittlere Randzelle die Scheitelbucht bildet. In Figur 9a hat diese mittlere Randzelle bereits eine Perikline (mit bezeichnet) und eine antikline Wand ausgespannt. In Figur 10a folgen zwei antikline Wände, und nun geht die Aufteilung zur Scheitelskante (Fig. 11a, 12a, 13a) in der gewöhnlichen Weise vor sich. Die Bildung einer Scheitelskante übernimmt also hier nach dem Eingehen der Scheitelzelle irgendeine median gelegene Randzelle eines Segmentes. Ob dieser Fall auch bei anderen Farnen vorkommt, ist mir nicht bekannt, beobachtet habe ich ihn nur bei *Osmunda gracilis*.

Nun sei noch einiges über die Geschlechtsverhältnisse gesagt. Folgende Arten der Verteilung der Sexualorgane habe ich in meinen Kulturen beobachtet:

1. Antheridien tragende Prothallien. In den allermeisten Fällen waren diese verhältnismäßig klein und bandförmig ausgebildet und über die Maßen reichlich mit Antheridien besetzt, welche auf Ober- wie Unterseite als auch auf dem Rande saßen.
2. Langgestreckte herzförmige Prothallien mit Archegonien in normaler Stellung und Antheridien auch auf der Oberseite und dem Rande der Flügel.

Über den Bau der Antheridien, der von dem der Antheridien der Polypodiaceen abweicht, brauche ich hier nichts hinzuzufügen. Er stimmt nach meinen Untersuchungen mit dem der von Gerhardt untersuchten Antheridien von *Osmunda regalis* überein.

2. Entwicklung des Vorkeims von *Osmunda claytoniana*, Tafel III.

Anschließend an *Osmunda gracilis* sei die Entwicklungsgeschichte einer anderen Osmundacee gebracht. Versuche, die Prothallien bis zur Sexualreife zu verfolgen, konnten trotz mehrmals erneuter Aussaat nicht durchgeführt werden. Die Prothallien entwickelten sich immer in einer für die mikroskopische Beobachtung ungünstigen Weise, sodaß ich von über 100 angefangenen Beobachtungszeichnungen nur eine bis zur Aufteilung der Scheitelzelle mit dem Zeichenapparat aufnehmen konnte.

Die Sporen von *Osmunda claytoniana* sehen denen von *Osmunda gracilis* ähnlich. Ich kann daher auf das bei *Osmunda gracilis* gesagte verweisen. Der Durchmesser der Sporen beträgt im Mittel 46 μ . (Fig. 10, Tafel 4).

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
A	3. 6. 1926	11 ⁵⁰	3
B	5. 6. "	9 ³⁰	5
C	7. 6. "	3 ⁴⁵	7
D	9. 6. "	11 ²⁰	9
E	11. 6. "	11 ⁰⁰	11
F	14. 6. "	2 ⁰⁰	14
G	16. 6. "	12 ²⁰	16
H	18. 6. "	10 ³⁰	18
J	21. 6. "	11 ³⁰	21
K	23. 6. "	10 ¹⁵	23
L	25. 6. "	11 ⁰⁰	25
M	27. 6. "	11 ⁵⁵	27
N	29. 6. "	11 ⁴⁵	29
O	1. 7. "	11 ³⁰	31

Figur A zeigt den 3 Tage alten Vorkeim. Nach Abgliederung des Rhizoides ist die Sporenzelle durch zwei Querwände in drei Tochterzellen zerlegt worden. Hierin liegt schon eine Abweichung in Bezug auf die Sporenkeimung von *Osmunda gracilis*. Eigentlich sollte man auch hier sofort eine Quadrantenbildung erwarten. Doch fast ausnahmslos konnte ich erst das Auftreten zweier parallelen Querwände feststellen. Der Bildung einer Zellfläche, die bei *Osmunda gracilis* sofort angelegt wird, läuft hier also erst ein Fadenstadium voraus.

In Figur B ist das Fadenstadium schon beendet, und die letzte Gliederzelle hat sich durch eine Längswand in eine rechte und linke Tochterzelle geteilt. Damit setzt eine der von *Osmunda*

gracilis gleichartigen Entwicklung ein, und in Figur C ist die Bildung der Quadranten vollendet; es haben sogar schon zwei weitere Teilungen in den rechts und links von der Längswand liegenden Zellen stattgefunden, die zur Bildung je einer Scheitelzelle führten. Die vorletzte Gliederzelle hat ebenfalls eine Längswand eingeschaltet und ein neues Rhizoid gebildet.

Wie bei *Osmunda gracilis*, so sehen wir auch hier (Fig. D), daß eine der beiden Scheitelzellen ihre Tätigkeit bald einstellt, und zwar ist es die in dem linken Quadranten gebildete. In Figur E schneidet sie noch ein dem ersten paralleles Segment ab und teilt sich dann nicht mehr auf wie die folgenden Figuren zeigen. Dagegen führt das durch eine mit — — — bezeichnete Wand abgeschnittene Segment noch einige Teilungen durch und ist erst in Figur K ausgewachsen. Der linke und rechte hintere Quadrant haben keine einzige Wand gebildet, sondern sind sofort in Dauergewebe übergegangen. Verfolgen wir nun das Verhalten des die Scheitelzelle liefernden rechten Quadranten.

In Figur C war gerade das erste Segment durch eine zur Längsteilungswand senkrechte Wand abgeschnitten worden. In Figur D wird wieder wie bei *Osmunda gracilis* eine der ersten Segmentwand parallele zweite Segmentwand gebildet, durch deren Wachstum eine stärkere Abdrängung der Scheitelzelle nach links bewirkt wird. Es herrscht also hier in der Entwicklung des Scheitelquadranten vollkommene Übereinstimmung mit *Osmunda gracilis*, wo immer die ersten Teilungsschritte der Scheitelzelle zwei parallele Segmente lieferten, durch deren Wachstum die seitlich angelegte Scheitelzelle in die Mediane gedrängt wurde. Die weitere Funktion der Scheitelzelle geht nun ganz normal vor sich (Fig. E, F, G, H, J). Es tritt eine starke Verbreiterung des Vorkeims ein.

Figur K zeigt die Bildung einer Scheitelbucht, die auf eine baldige Aufteilung der Scheitelzelle zur Scheitelkante schließen läßt. In Figur M teilt sich die Scheitelzelle noch einmal abweichend, indem sie ein dem letzten Segment paralleles Segment abschneidet. Damit hört die Funktion der zweischneidigen Scheitelzelle auf, und in Figur N sehen wir bereits die ersten Aufteilungswände auftreten. Das letzte von mir verfolgte Stadium zeigt, daß an der Bildung der Scheitelkante anfangs Scheitelzelle und die beiden letzten Segmente teilnehmen. Später liegt das jüngste Segment in der Mitte der Scheitelbucht. (Fig. O).

Entwicklungsgeschichtlich nimmt der *Osmunda claytoniana*-Vorkeim, bezüglich seines kurzen Fadenstadiums, eine Mittelstellung ein zwischen den typischen Polypodiaceen auf der einen und *Osmunda gracilis* und *Osmunda regalis* auf der anderen Seite.

Alle Prothallien der Kulturen waren über und über mit Antheridien besetzt, und zwar entwickelten sich folgende Arten von Vorkeimen.

1. Nur mit Antheridien besetzte Prothallien, sogenannte Kümmerprothallien, die teilweise lange, dicht mit Antheridien bedeckte Fäden bildeten. Derartige Prothallien waren häufig anzutreffen.

2. Prothallien ohne Meristem, die starke Lappenbildung zeigten, und die in den Kulturen am häufigsten vorkamen. Antheridien entsprossen der Ober- wie Unterseite und den Seiten der Prothallien. Apogame Auswüchse waren hier öfters zu beobachten.

3. Prothallien mit Archegonien und Meristem. Diese waren selten zu finden.

4. Stark gewellte Prothallien mit Antheridien und Archegonien und gut ausgebildeter Scheitelbucht. Sie waren nicht sehr häufig zu beobachten.

3. Entwicklung des Prothallium von *Dryopteris cristata*, Tafel VII.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	5. 6. 1926	9 ³⁰	2
2	7. 6. "	11 ⁰⁰	4
3	9. 6. "	10 ¹⁵	6
4	11. 6. "	2 ³⁰	8
5	14. 6. "	10 ²⁵	11
6	16. 6. "	10 ⁰⁰	13
7	18. 6. "	3 ⁰⁰	15
8	21. 6. "	10 ²⁵	18
9	23. 6. "	12 ⁴⁰	20
10	25. 6. "	1 ⁰⁰	22
11	27. 6. "	3 ⁰⁰	24
12	29. 6. "	3 ⁰⁰	26
13	1. 7. "	12 ¹⁵	28
14	3. 7. "	5 ³⁰	30
15	5. 7. "	12 ⁰⁰	32
16	7. 7. "	4 ⁰⁰	34
17	9. 7. "	11 ⁰⁰	36
18	11. 7. "	5 ⁰⁰	38
19	13. 7. "	12 ⁰⁰	40
20	15. 7. "	12 ³⁰	42

Die Sporen sind bilateral gebaut, von elliptischer bis kugliger Gestalt. Sie besitzen eine hellbraune Haut, die mit kleinen unregelmäßigen Höckern besetzt ist. Den Rand der Spore umgibt häufig eine faltige, etwas ausgezackte Haut. Der Querdurchmesser der Sporen beträgt im Mittel $38\ \mu$, der Längsdurchmesser $52\ \mu$. (Tafel IV, Fig. 2—3).

Nach der Keimung löst sich die Außenhaut oft ab, man sieht sie dann neben der Basalzelle liegen. Figur 1 stellt den 2 Tage alten Vorkeim dar. Das erste Rhizoid bildete sich nicht in der Verlängerung der Längsachse, sondern an einer Seite. Eine derartige Ausbildung eines ersten Rhizoides habe ich in den meisten Fällen feststellen können. Der Anlage der Zellfläche geht hier wieder ein Protonemastadium voraus. Dieses ist dadurch ausgezeichnet, daß in der ersten Gliederzelle, (Fig. 3), zugleich mit der Anlage der Längswand in der Endzelle, eine neue Querwand eingeschoben wurde. Eine solche Einschiebung von Querwänden wurde bei den bisher besprochenen Arten von mir nicht beobachtet. Ein zweites Rhizoid wird in der Basalzelle ebenfalls seitlich angelegt. In Figur 4 hat jede der durch die Längswand gebildeten Tochterzellen eine neue Wand ungefähr senkrecht zur Längswand bekommen. Damit setzt die Anlage der Zellfläche ein, und das Protonema hat nach Entwicklung von 3 Zellen seinen Abschluß gefunden. Die beiden letztgebildeten Schrägwände (Fig. 4) haben zwei gleichgestaltete Zellen abgeschnitten, von denen man noch nicht sagen kann, welche sich zur Scheitelzelle herausdifferenzieren wird. Erst das nächste Entwicklungsstadium gibt Auskunft darüber. Wir sehen, (Fig. 5) daß die rechte dreieckige Zelle zur Scheitelzelle geworden ist und ein erstes Segment bereits abgeschnitten hat. Die Scheitelzelle wird bei *Dryopteris cristata* immer nur aus der Endzelle gebildet, andere Fälle habe ich nicht beobachtet.

Die linke Schrägwand (Fig. 4) hat in Figur 5 eine Knickung erfahren und ist in eine wagerechte Lage gerückt, und gleichzeitig hat sich in der von dieser abgeschnittenen vorderen Zelle ein Haar gebildet. Die Aufteilung der Scheitelzelle vollzieht sich nun ganz regelmäßig und läßt in Figur 9 schon die Ausbildung der Scheitelbucht erkennen. Nach 7 Teilungen der Scheitelzelle, die zur Bildung von 4 Segmenten links und 3 Segmenten rechts geführt haben, stellt die Scheitelzelle ihre Funktion ein und teilt sich in gewöhnlicher Weise auf. Figur 12 zeigt diese Aufteilung.

Mit fortschreitendem Wachstum erfolgen bedeutende Deformationen. Ursprünglich war die rechte Schrägwand in Figur 4 gerade gestreckt und erfuhr dann in den weiteren Teilungsschritten eine schwache Wölbung zur Basalzelle hin. In Figur 9 ist diese Wölbung infolge des Breitenwachstums der Segmente wieder rückgängig gemacht und die Segmentgrenze in eine gerade übergeführt worden. Das dauernd zunehmende Breitenwachstum der vorderen Segmente übt auf die hintenliegenden eine abdrängende Wirkung aus, die sich desto stärker äußert, je weiter rückwärts die Segmente liegen. Ganz besonders schön ist dies an der eben besprochenen Schrägwand zu verfolgen. Sie erfährt allmählich eine immer stärker werdende Krümmung nach rückwärts, die ihr Maximum bereits in Figur 16 erreicht hat. Die anderen Segmente auf der linken Seite erfahren dieselbe Umgestaltung, wie aus dem Verlauf ihrer Wände an Hand der Figuren leicht festgestellt werden kann.

An der Bildung der Scheitelbucht nehmen Scheitelzelle und jüngstes Segment teil. Während in Figur 16 die Scheitelskante noch in einer verhältnismäßig tiefen Bucht liegt, wird letztere mit weiterem Wachstum des Prothalliums immer flacher und ist im letzten Entwicklungsstadium kaum noch ausgeprägt. Die Verflachung kommt dadurch zustande, daß sich die in der Scheitelzelle und dem jüngsten Segment durch die erste Perikline abgeschnittenen Flächenzellen und die Randzellen ersten Grades sehr stark aufteilen. Die Figuren 16—20 zeigen dies deutlich. Ich möchte bemerken, daß ich eine derartige Verflachung der Scheitelbucht in meinen Kulturen anderer Farne selten gesehen habe.

Die Beobachtungen über die Geschlechtsverhältnisse seien im folgenden kurz zusammengestellt. Meine Kulturen wiesen folgenden Prothallien auf.

1. Gut entwickelte herzförmige Prothallien ohne Sexualorgane. Derartige Prothallien bildeten oft Adventivprothallien mit Anthridien und Archegonien. Die Adventivprothallien entwickelten sich immer auf der Prothallium-Unterseite unterhalb der Scheitelbucht in der Weise, daß die Prothalliumfläche eine schiefe trichterförmige Ausstülpung bekam, deren Spitze dann zum Prothallium auswuchs. Betrachtete man derartige Vorkeime mit Adventivbildungen von der Oberseite, so konnte man immer in die Öffnung des Trichters hineinsehen.

2. Prothallien mit Antheridien und Archegonien. Die Antheridien kamen nur auf der Unterseite des mehrschichtigen Prothalliumgewebes in auffallend geringer Zahl (3—7) vor. Die Archegonien dagegen waren in größerer Zahl vorhanden. Durchschnittlich habe ich 15—25 Stück gezählt. Dichte Kulturen hatten viele befruchtete Archegonien.

4. Entwicklung des Prothalliums von *Dryopteris rigida*, Tafel VIII.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	19. 7. 1926	2 ²⁰	2
2	20. 7. "	9 ⁴⁰	3
3	21. 7. "	5 ³⁰	4
4	23. 7. "	12 ⁰⁰	6
5	24. 7. "	3 ³⁰	7
6	26. 7. "	2 ⁴⁰	9
7	28. 7. "	10 ⁴⁰	11
8	30. 7. "	4 ⁰⁰	13
9	1. 8. "	11 ⁰⁰	15
10	2. 8. "	10 ¹⁵	16
11	5. 8. "	4 ⁰⁰	19
12	7. 8. "	4 ⁰⁰	21
13	9. 8. "	4 ⁰⁰	23
14	11. 8. "	4 ⁰⁰	25
15	13. 8. "	3 ⁰⁰	27
16	15. 8. "	4 ⁰⁰	29
17	17. 8. "	4 ³⁰	31
18	19. 8. "	5 ⁰⁰	33
19	21. 8. "	3 ³⁰	35
20	23. 8. "	3 ⁰⁰	37
21	25. 8. "	4 ⁰⁰	39
22	27. 8. "	5 ⁰⁰	41
23	29. 8. "	6 ⁰⁰	43
24	31. 8. "	12 ⁰⁰	45

Die Sporen sind bohnenförmig bis unregelmäßig elliptisch. Die braune Haut der Sporen dieser Art ist in zahlreiche Falten gelegt. Der mittlere Querdurchmesser beträgt im Mittel 27 μ , der Längsdurchmesser 41 μ . (Tafel IV, Fig. 4—5).

Das erste Rhizoid entwickelt sich meist in der Verlängerung der Längsachse. Im hier vorliegenden Falle (Fig. 2) hat es etwas mehr seitliche Lage. Das Protonema ist auffallend kurz, in der Regel besteht es nur aus zwei Zellen. Betreffs der Anlage der Scheitelzelle habe ich zwei Hauptformen beobachtet. Einmal schreitet die Endzelle eines kurzen Protonemas zur Scheitelzellbildung wie aus Figur 5 ersichtlich ist, oder aber die Scheitelzelle wird schon in der ersten Gliederzelle seitlich angelegt. In

letzterem Falle machte die Sporenzelle nur eine Querteilung durch, wie Figur 2 zeigt, und dann traten in Basal- und Gliederzelle Längswände auf, von denen eine in Figur 3 in der Basalzelle zur Darstellung gebracht ist. Denken wir uns in dieser Figur auch noch in der Gliederzelle eine Längswand ausgespannt, dann haben wir die zweite Form der Scheitelzellbildung. Es entstehen also auf diese Weise Quadranten, von denen der rechte oder linke vordere die Scheitelzelle liefert. Von einem eigentlichen Fadenstadium kann dann keine Rede mehr sein, in diesem Falle wird sofort eine Zellfläche angelegt wie bei *Osmunda*. Häufig habe ich beobachtet, daß bei Entwicklung eines Protoneumas eine durch Längsteilung in einer Gliederzelle entstandene Zelle sich zu einem kurzen Faden aufteilen kann, der mit Papillen abschließt. In Figur 3 ist in der linken Tochterzelle der Basalzelle der Ansatz zu einer solchen seitlichen Fadenbildung gemacht, doch bleibt die Zelle in ihrer Entwicklung stehen und liefert nur ein Rhizoid (Figur 6).

Kehren wir nun zu Figur 5 zurück. Die durch die letzte Querwand herausgeschnittene dreieckige Zelle sieht einer Scheitelzelle sehr ähnlich, entwickelt sich aber nicht zu einer solchen wie aus Figur 6 hervorgeht. Vielmehr erfolgt die Ausbildung der Scheitelzelle in der von der Längswand rechts abgeschnittenen Zelle (Fig. 5) derart, daß letztere durch eine Querwand in zwei Tochterzellen zerlegt wird, deren vordere die Scheitelzelle darstellt und in Figur 6 schon ein erstes Segment gebildet hat. Über die weitere Teilung der Scheitelzelle ist nichts zu sagen.

Die Funktion der Scheitelzelle ist bei *Dryopteris rigida*, wie die Beobachtung an mehreren Objekten ergab, von kurzer Dauer. Bereits nach der Bildung von 2 Segmenten links und zwei Segmenten rechts stellt sie ihre Funktion ein. (Fig. 10). An der Bildung der Scheitelbucht nehmen Scheitelzelle und jüngstes Segment teil. Mit fortschreitendem Wachstum jedoch wird die Scheitelzelle etwas von der Mediane abgedrängt, und die Bildung der Scheitelskante wird schließlich nur von dem jüngsten Segment vollzogen. In Figur 21 ist dieser Fall dargestellt. Wir sehen, daß die Bildung der Scheitelskante von den Randzellen des Segmentes und nicht der Scheitelzelle ausgeführt wird. Während bei den bisher besprochenen Arten die Längenzunahme der Segmente die Breitenzunahme überwog, können wir hier ein bedeutend stärkeres Breitenwachstum der Segmente feststellen.

Die Entwicklungsreihe, Figur 1—24, bietet ein schönes Beispiel für die Umgestaltung der ältesten Segmentwände. Verfolgen wir z. B. die Längswand der Endzelle des Protonemas (Fig. 5) während der Entwicklung des Prothalliums, so bemerken wir eine immer stärker werdende Knickung an der Ansatzstelle der ersten Querwand in der rechten Tochterzelle (Fig. 6). Diese wird allmählich so stark (Fig. 20), daß die ursprünglich gerade Wand einen Winkel von 90 Grad bildet. Sie hat also um den Ansatzpunkt der ersten Querwand eine Drehung um 90 Grad nach hinten erfahren. Derart starke Deformationen können auch an den anderen Segmentwänden festgestellt werden.

Schon auf frühen Entwicklungsstadien traten zahlreiche Haare auf. Am reichlichsten entwickelten die Randzellen der Segmente Haare, während Ober- und Unterseite der Prothallien nur spärlich damit besetzt waren.

Alle Prothallien waren wohl ausgebildet, doch zeigten viele die Neigung, ihre Ränder nach oben zu wölben, wodurch die mikroskopische Beobachtung oft sehr erschwert, ja manchmal unmöglich gemacht wurde.

In Bezug auf die Geschlechtsverhältnisse waren meine Kulturen ganz normal. Alle Prothallien besaßen ein Meristem und eine gut entwickelte Scheitelbucht. Kümmerprothallien traten nicht auf. Die Antheridien kamen nur auf der Oberseite der Prothallien zur Ausbildung, wie ich es bei *Dryopteris cristata* schon beobachtet habe. Die Zahl der Archegonien war zuweilen sehr gering (2). Im allgemeinen betrug sie 5—15.

5. Die Entwicklung des Prothalliums von *Scolopendrium vulgare*, Tafel IX.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	6. 9. 1926	12 ⁰⁰	3
2	8. 9. "	11 ⁵⁰	5
3	10. 9. "	11 ³⁰	7
4	12. 9. "	10 ³⁰	9
5	14. 9. "	10 ⁰⁰	11
6	16. 9. "	10 ³⁰	13
7	18. 9. "	10 ³⁰	15
8	20. 9. "	9 ⁵⁰	17
9	24. 9. "	9 ⁰⁰	21
10	26. 9. "	10 ⁰⁰	23
11	28. 9. "	9 ⁰⁰	25
12	30. 9. "	10 ⁰⁰	27
13	2. 10. "	11 ⁰⁰	29

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
14	4. 10. 1926	10 ⁰⁰	31
15	6. 10. "	12 ³⁰	33
16	8. 10. "	9 ⁰⁰	35
17	10. 10. "	10 ⁰⁰	37
18	12. 10. "	11 ⁰⁰	39
19	14. 10. "	10 ⁰⁰	41
20	16. 10. "	10 ⁰⁰	43
21	18. 10. "	10 ⁰⁰	45
22	20. 10. "	11 ⁰⁰	47
23	22. 10. "	11 ⁰⁰	49
24	24. 10. "	11 ⁰⁰	51
25	26. 10. "	11 ³⁰	53

Die braunen Sporen weisen stachelige bis warzenförmige Hervorragungen auf. (Tafel IV, Fig. 6—7). Ihr Querdurchmesser beträgt im Mittel 27 μ , der Längsdurchmesser 34 μ . Bei der Keimung reißt das Exospor mit einem Längsriß auf, und aus der Öffnung schiebt sich das erste Rhizoid. Es sitzt der bald hervortretenden Sporenzelle, die sich rasch in die Länge streckt, nicht seitlich an, sondern erscheint als deren Verlängerung. (Fig. 1). Durch fortgesetzte Teilung der jeweiligen Endzelle entsteht ein Protonema (Fig. 3), das bei guter Beleuchtung aus 4—6 Zellen besteht. Jakowatz gibt an, daß das Protonema immer mit einer Papille abschließt. Dies ist nach meinen Beobachtungen durchaus nicht der Fall, wie die vorliegende Entwicklungsreihe zeigt. In den allermeisten Fällen schloß das Protonema nicht mit einer Papille ab, obwohl ich letzteren Typ auch beobachtet habe.

Die Entwicklung der Zellfläche aus dem Protonema geht meist auf folgende zwei Weisen vor sich. Einmal wird die Bildung der Prothalliumfläche in der Art eingeleitet, daß die Endzelle des Protonemas sich durch eine Längswand teilt (Fig. 4) und in einer der Tochterzellen die Scheitelzelle angelegt wird. Diese Art der Flächenbildung ist die am meisten vorkommende und stimmt mit derjenigen der anfangs besprochenen Aspidiumarten überein. Die Teilung der Endzelle kann auch durch eine schiefe Wand erfolgen; in diesem Falle habe ich beobachtet, daß das Protonema meist nur aus Basal- und erster Gliederzelle bestand. Im Falle einer Längswandbildung kommt es bisweilen zur Ausbildung eines Seitenastes, indem eine der Tochterzellen seitlich sich in die Länge streckt und nach Einschiebung von Quer-

wänden, die der Längswand parallel laufen, ein zweites kurzes Protonema bildet, das sich dann in der eben beschriebenen Art und Weise aufteilt.

Der zweite aber nicht so häufig vorkommende Hauptfall zeichnet sich dadurch aus, daß der Keimling mit einer Papille abschließt. Die Bildung der Zellfläche setzt dann niemals in der Endzelle ein, sondern meist in der vorletzten Gliederzelle. Außenwand der vorletzten Gliederzelle und untere Querwand werden durch eine Membran verbunden derart, daß eine dreieckige Zelle, die Scheitelzelle, herausgeschnitten wird. Diese segmentiert sich dann in bekannter Weise und drängt natürlich die mit Papille versehene Endzelle seitlich ab. Dieser Typus stimmt mit dem von *Asplenium septentrionale* nahezu überein, wie wir später noch sehen werden.

Wir wollen nun die Entwicklung der zuerst beschriebenen Art verfolgen. Die Endzelle wird wieder in Quadranten aufgeteilt. In Figur 5 ist die Vierteilung gerade vollendet, und die linke durch die Längswand abgegliederte Zelle hat sich zur Scheitelzelle herausdifferenziert und hier bereits ein Segment gebildet. Die Scheitelzelle wird nach kurzer Zeit aus ihrer seitlichen Lage in die Mediane gedrängt. Ihre Teilungen vollziehen sich vollkommen regelmäßig, werden aber nach der Abgliederung von 2 Segmenten links und einem Segment rechts eingestellt. Figur 10, welche das 23 Tage alte Prothallium darstellt, zeigt die Aufteilung der Scheitelzelle. Die in Figur 4 rechts von der Längswand liegende Tochterzelle teilt sich in etwas unregelmäßiger Weise auf und geht schon nach kurzer Zeit in Dauergewebe über. Über die Aufteilung der Scheitelzelle brauche ich hier nichts zu sagen. An Hand der Figuren kann man leicht die Teilungsfolge feststellen.

Im Stadium der Figur 10 werden die ersten Haare aus den Randzellen gebildet, die eine für *Scolopendrium* ganz charakteristische Form haben. Sie enden nicht wie bei den meisten *Aspidium*-arten in einen dickeren Kopf, sondern umgekehrt ist hier der Basalteil bauchig angeschwollen. Die Haare entstehen nur aus den Randzellen und sind in etwas größerer Zahl durchschnittlich vorhanden als an dem dargestellten Objekt. Ober- und Unterseite des Prothalliums sind frei von Haaren.

Im allgemeinen wird die Bildung der Scheitelbucht durch die aufgeteilte Scheitelzelle oder durch sie und die anstoßenden

Segmente besorgt. Dies ist hier nicht der Fall. Figur 11 läßt schon erkennen, daß die Entstehung der Scheitelbucht auf vermindertes Wachstum der jüngsten Segmente zurückzuführen ist. In den durch die Figuren 12, 13, 14 und 15 veranschaulichten Stadien teilen sich die Randzellen des Segmentes immer stärker auf und bilden die Scheitellkante, während die Scheitelzelle, die zwischen dem zweiten und dritten Segment liegt, schwache Flächenentwicklung zeigt. In Figur 25 nimmt das letzte Segment fast die ganze Breite des Prothalliums ein und hat eine regelmäßig gestaltete Scheitelbucht geliefert. Die außerordentliche Verbreiterung des dritten Segmentes hat naturgemäß eine starke Formänderung der hinteren Segmente zur Folge und kann an Hand der Figuren leicht erkannt werden.

Betreffs der Wachstumsintensität dieser Prothallien im Vergleich mit den anderen untersuchten Arten möchte ich bemerken, daß das Wachstum der Scolopendrium-Prothallien ziemlich langsam war. Während bei meinen anderen Kulturen, abgesehen von *Osmunda*, die Prothallien nach 5—6 Wochen Sexualorgane bildeten, traten diese hier etwas später auf. Möglich ist ja, daß die Beleuchtungsverhältnisse hier mitbestimmend gewirkt haben. Die Sporen wurden erst Ende August ausgesät.

In meinen Kulturen fand ich folgende Arten von Prothallien.

1. Nur mit Antheridien besetzte Prothallien, die meistens eine größere Längen- als Breitenausdehnung hatten. Diese Prothallien besaßen eine entwickelte Scheitelbucht und waren auf der Unterseite mit Antheridien wie besät. Letztere standen so dicht, daß es aussah, als ob aus jeder Flächenzelle eines hervorgegangen sei. Auf der Oberseite habe ich Antheridien nicht beobachtet, dagegen am Rande. Ausgesprochene Kümmerprothallien ohne Meristem kamen nicht vor.

2. Archegonien und Antheridien tragende Prothallien mit gut ausgebildeter Scheitelbucht. Die Antheridien traten nach 6 Wochen ungefähr auf, die Archegonien mehrere Tage später. Bisweilen konnte man 1—2 Archegonien auch auf der Oberseite beobachten. Ihre Zahl auf einem Sexualpolster war im allgemeinen gering und betrug 4—10 Stück.

3. Prothallien, die nur Archegonien entwickelten; diese waren selten.

Trotz der späten Aussaat machte die Kultur einen sehr guten Eindruck. Die Prothallien zeigten alle schöne Herzform und eine gut entwickelte Scheitelbucht.

6. Entwicklung des Prothalliums von *Asplenium septentrionale*, Tafel X.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	5. 9. 1926	9 ⁰⁰	2
2	7. 9. "	11 ¹⁵	4
3	9. 9. "	10 ⁰⁰	6
4	11. 9. "	11 ³⁰	8
5	13. 9. "	10 ⁰⁰	10
6	15. 9. "	12 ⁰⁰	12
7	21. 9. "	11 ⁰⁰	18
8	27. 9. "	10 ⁰⁰	24
9	29. 9. "	9 ³⁰	26
10	1. 10. "	11 ⁰⁰	28
11	3. 10. "	11 ⁰⁰	30
12	5. 10. "	11 ⁰⁰	32
13	7. 10. "	10 ⁰⁰	34
14	9. 10. "	9 ³⁰	36
15	11. 10. "	10 ⁰⁰	38
16	13. 10. "	9 ³⁰	40
17	15. 10. "	10 ⁰⁰	42
18	17. 10. "	11 ⁰⁰	44
19	19. 10. "	9 ⁰⁰	46
20	21. 10. "	9 ⁰⁰	48
21	23. 10. "	9 ⁰⁰	50
22	25. 10. "	9 ⁰⁰	52
23	27. 10. "	9 ⁰⁰	54
24	29. 10. "	10 ⁰⁰	56

Von frisch gesammelten Sporen von *Asplenium septentrionale* keimten nur ca. 1 Dutzend in meinen zahlreichen Kulturen und wiederholten Aussaaten aus, und es gelang mir, einige wenige Keimlinge mehrere Wochen lang in ihrer Entwicklung zu verfolgen.

Die Sporen besitzen eine braune Haut, die in zahlreiche Falten gelegt ist, sodaß die Spore wie mit netzförmigen Leisten überzogen erscheint. (Tafel IV, Fig. 12). Die Form der Sporen ist elliptisch bis rundlich, und ihr mittlerer Querdurchmesser beträgt 41 μ , der Längsdurchmesser 52 μ .

Nach Sprengung der Außenhaut durch einen Längsriß tritt aus diesem das farblose Rhizoid, und bald darauf wird auch die Sporenzelle sichtbar. Letztere streckt sich nun in die Länge, und das erste Rhizoid ist hinsichtlich seiner Entstehungsweise als seitliches Gebilde wahrzunehmen. (Fig. 1 und 2).

Die Entwicklung des Prothalliums geht hier in der Weise vor sich, daß zwischen die zuerst gebildeten Querwände neue Wände eingeschoben werden. (Fig. 8). Darin liegt eine Abweichung von den bisher besprochenen Fällen mit Ausnahme von *Dryopteris cristata*, wo ich einmal die Einschiebung einer

Querwand beobachtete; allerdings trat hier die Querwand zugleich mit der Längswand der Endzelle auf. In allen normalen Fällen endigt das Protonema mit einer Papille. In selteneren Fällen schloß es mit einer papillenfreien Endzelle ab, die sich dann durch eine Schrägwand teilte. (vergl. die Figuren der Protonemaentwicklung von *Scolopendrium vulgare*.) Das Protonema besteht aus 5—10 Zellen. Die Zahl hängt natürlich von den Beleuchtungsverhältnissen ab. Bei guter Beleuchtung ist sie gering, bei schlechter übersteigt sie die angegebene Maximalzahl.

Die Ausbildung des Flächenstadiums nimmt bei *Asplenium septentrionale* ihren Anfang durch eine in der zweit- oder drittletzten Gliederzelle auftretende schiefe Wand, die Außenwand und Querwand in einem spitzen Winkel schneidet. (Fig. 10). Auf diese Weise ist eine dreieckige Zelle entstanden, deren Außenwand sich vorwölbt, und die als Scheitelzelle funktioniert. In diesem Punkte stimmen meine Beobachtungen mit den Angaben Jakowatz' nicht überein. Jakowatz gibt an, daß eine derartige dreieckige Zelle zu einem Seitenaste auswächst, und die Bildung der Scheitelzelle durch eine in einer zweit- oder drittletzten Gliederzelle entstehende Längswand eingeleitet werde. An Hand der vollständigen durch die Figuren 1—23 veranschaulichten Entwicklungsreihe ist jedoch kein Zweifel mehr möglich.

Verfolgen wir nun die Scheitelzelle in ihrer Entwicklung weiter. Figur 10 zeigt die gebildete Scheitelzelle. Gleichzeitig hat aber auch die drittletzte Gliederzelle durch eine Schrägwand eine der Scheitelzelle ähnlich gestaltete Zelle abgeschnitten, deren weitere Teilungen von besonderer Wichtigkeit sind. In Figur 11 hat letztgenannte Zelle infolge ihres Wachstums bereits eine Drehung des vorderen Protonemaendes nach rückwärts bewirkt. Die folgenden Figuren zeigen ein weiteres Wachstum und eine Aufteilung dieser Zelle. Die Protonemaspitze biegt sich daher immer mehr nach rückwärts. Dadurch kommt die Scheitelzelle in die Mediane des Vorkeims zu liegen und bildet gewissermaßen den Abschluß des Protonemasfadens. (Fig. 12). Die Aufteilung der Scheitelzelle geht nun in dem speziellen Fall so vor sich, daß das zweite und dritte Segment auf derselben Seite abgeschnitten werden, was eine weitere Abdrängung der Protonemaspitze nach rechts zur Folge hat.

Die Tätigkeit der Scheitelzelle ist noch längere Zeit zu verfolgen. Nach der Bildung von je 3 Segmenten rechts und links

stellt sie in unserem Falle ihre Teilung ein. Die von der Scheitelzelle abgeschnittenen Segmente bilden in ihren Randzellen Haare aus. Die Scheitelzelle kommt infolge des schnelleren Wachstums der Segmente in einer tiefen Einbuchtung zu liegen.

Einige Prothallien entwickelten Sexualorgane. Eigentümlicherweise habe ich auf den wenigen Vorkeimen, die ich bekam, nur immer Archegonien feststellen können, aber niemals Antheridien.

7. Entwicklung des Prothalliums von *Blechnum brasiliense*, Tafel X.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	30. 8. 1926	5 ¹⁵	1
2	1. 9. "	2 ²⁰	3
3	3. 9. "	11 ⁰⁰	5
4	5. 9. "	12 ⁴⁰	7
5	7. 9. "	11 ⁰⁰	9
6	9. 9. "	11 ⁰⁰	11
7	11. 9. "	10 ³⁰	13
8	13. 9. "	10 ⁰⁰	15
9	15. 9. "	9 ²⁰	17
10	17. 9. "	11 ³⁰	19
11	19. 9. "	11 ⁰⁰	21
12	21. 9. "	4 ⁰⁰	23
13	25. 9. "	9 ³⁰	27
14	29. 9. "	9 ⁰⁰	31
15	1. 10. "	10 ⁰⁰	33
16	5. 10. "	9 ³⁰	37
17	9. 10. "	9 ⁰⁰	41
18	13. 10. "	9 ⁰⁰	45

Die hellbraunen bohnenförmig gestalteten Sporen von *Blechnum brasiliense* sind von glatter Oberfläche. Der Längsdurchmesser beträgt im Mittel 45 μ , der Querdurchmesser 34 μ . (Tafel 4, Fig. 13—14).

Die Sporen entstammen dem Gewächshaus des hiesigen botanischen Gartens und wurden bei einer Durchschnittstemperatur von 18 Grad ausgesät und zur weiteren Beobachtung stehen gelassen. Die Prothallien entwickelten sich ganz normal, obwohl die Temperatur 7—10 Grad Celsius niedriger war als die des Gewächshauses.

Nach 6 Tagen war bereits ein Aufreißen der Sporen an der Längsseite wahrzunehmen. Die Protonemaentwicklung geht genau wie bei den übrigen Polypodiaceen vor sich. Nach dem Auftreten des ersten Rhizoids (Fig. 1b) streckt sich die Sporenzelle in die Länge und liefert durch Teilungen mehrere Glieder-

zellen. Letztere teilten sich in den meisten Fällen nochmals durch Bogenwände auf, die Querwand und Außenwand der Gliederzellen verbanden (Fig. 4b). Die Endzelle lieferte auch hier wieder die Scheitelzelle, welche in ihrem weiteren Verhalten keine Unregelmäßigkeiten zeigte.

In dem in Figur 15b dargestellten Stadium stellt die Scheitelzelle ihre Funktion ein, und im nächsten, Figur 16b, tritt uns etwas ganz neues entgegen. Die Scheitelzelle, die sich in Figur 15b bereits aufgeteilt hatte, schreitet noch einmal zur Bildung einer neuen Scheitelzelle. Diese schneidet jedoch keine Segmente mehr ab, sondern teilt sich sofort periklin und antiklin auf. (Figur 18b).

Die Bildungsweise der Haare und die Haarform stimmt mit der der schon besprochenen Polypodiaceen-Vorkeime überein. Haare treten auch hier auf Ober- und Unterseite auf.

In einer Reihe von Kulturschalen wollte die Entwicklung der Prothallien nicht recht voran gehen. Sie blieben im Wachstum sehr zurück und hatten eine blaßgrüne, fast gelbliche Färbung. Bei näherer Beobachtung zeigte sich, daß die Zahl der Chlorophyllkörner in derartigen Prothallien äußerst minimal und ihre Farbe gelbgrün war. Die Ursache dieser auffälligen Erscheinung konnte ich nicht feststellen. Erst nach einigen Wochen — inzwischen war ein fast vollkommener Wachstumsstillstand eingetreten — nachdem die Lichtintensität abgenommen hatte (Anfang November), konnte man eine lebhaftere Grünfärbung dieser Prothallien wahrnehmen. Die Zahl der Chlorophyllkörner stieg rasch, ihre Grünfärbung wurde intensiver und die Prothallien entwickelten sich ganz normal, während dies in anderen Schalen gleich eintrat.

Meine Kulturen zeigten folgende Prothallienformen:

1. Kümmerprothallien, die teilweise aus nur 3—5 Protonemazellen bestanden und Antheridien trugen. Protonema mit Antheridien habe ich hier zum ersten Male festgestellt.
2. Prothallien mit Archegonien, die typische Herzform und wohl entwickelte Scheitelbucht aufwiesen.
3. Zwitterige Prothallien, diese bildeten zuerst Archegonien nach 5—6 Wochen, und dann kam es zur Entwicklung der Antheridien.

Archegonien und Antheridien stimmten in ihrem Bau mit denen der schon untersuchten Polypodiaceen überein. Die Vorkeimentwicklung der tropischen Polypodiacee *Blechnum brasiliense* zeigt also, wie zu erwarten war, in den wesentlichen Punkten Übereinstimmung mit der unserer heimischen Farne.

Literatur-Verzeichnis.

- Bontmann, Nana (1892). The genus *Metzgeria* in the United States, with notes on the asexual reproduction. (Bull. De Pauer, Sci. Anoc. 1892).
- Buch, Hans (1910). Die Brutorgane der Lebermoose. Dissertation Helsingfors 1910.
- Campbell, D. H. (1915). Die Verbreitung gewisser Lebermoose der malaischen Region. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik L VI p. 365.
- Colenso, (1881). New *Metzgeria*. (Transact. and Proceed. of the New Zealand Instit. Vol. XIII.)
- Douin, (1910). Supplément aux Hépatiques d'Eure-et-Loir. (Revue bryolog. 1901 p. 70—73.)
- Dismier, G. (1904). Muscinées nouvelles, rare ou peu connues pour la flore parisienne. (Bull. Soc. Bot. France L I 1904, p. 182).
- Evans, A. W. (1910). Vegetative reproduction in *Metzgeria*. (Annals of Botany, 24 271—303, 1910).
- Goebel, K. (1879). Wachstum von *Metzgeria* und *Aneura*. (Arbeiten d. bot. Inst., Würzburg 2, p. 285—1879).
- Goebel, K. (1879). Ueber das Wachstum von *Metzgeria furcata* und *Aneura*. (Just's Jahresbericht Bd. 7, Abt. I, p. 33.)
- Goebel, K. (1880). *Metzgeria* (Wachstum der Scheitelzelle) Pringsheim Jahrb. d. wiss. Bot. Bd. 12 p. 464.
- Goebel, K. (1889). *Aneura* und *Metzgeria* (Metamorphose) (Flora Bd. 1889 p. 15.)
- Goebel, K. (1889). Ueber die Jugendzustände der Pflanzen. (Flora 1889, Bd. 72 p. 15.)
- Goebel, K. (1898). Rückschlagbildung und Sprossung bei *Metzgeria*. (Flora 1898 p. 69.)
- Goebel, K. (1899). *Metzgeria* Sporogon. (Flora 1899, p. 165.)
- Goebel, K. (1906). Archegoniatenstudien. Beiträge zur Kenntnis australischer und neuseeländischer Bryophyten. (Flora XCVI H 1, 1906, p. 95—202.)
- Kienitz-Gerloff, F. (1874). Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogons. Bot. Zeitg. 32 p. 161—172, p. 199—204, p. 209—217, p. 225—235.
- Kienitz-Gerloff, F. (1875). Neue Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoossporogons. (Bot. Zeitg. 33, p. 777—782, p. 793—799).

- Kreh, Wilh. (1909). Ueber Regeneration der Lebermoose. (Dissertation Tübingen 1909.)
- Kny, L. (1865). Metzgeria, Entwicklung der Achse. (Pringsheim, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 4, p. 67.)
- Leitgeb, H. (1872). Zur Morphologie der Metzgeria furcata (Mitteil. d. naturw. Vereins, Steiermark 1872.)
- Leitgeb, H. (1874). Spezielle Untersuchungen über Metzgeria furcata (Untersuchungen über die Lebermoose III. Heft 1874).
- Lindberg, S. O. (1877). Monographia Metzgeriae. (Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica 1877).
- Lohmann, C. E. (1903). Beiträge zur Chemie und Biologie der Lebermoose. (Bot. Zentralblatt, Beihefte XV, 1903, p. 215.)
- Mitten, W. (1887). Some new species of the genus Metzgeria. (Journ. of the Linnean Society p. 241).
- West, W. (1882). On Metzgeria conjugata Lindberg. (Journ. of Botany 1828, Juni-Heft p. 176—177.)
- Westermaier, M. (1880). Ueber Wachstum des Scheitels und der jüngsten Segmente. (Verhandl. des bot. Vereins der Provinz Brandenburg XXII Berlin 1881 p. IV—V.)

Vorliegende Arbeit fertigte ich im botanischen Institut der Universität Marburg an. Für die liebenswürdige Beschaffung der für die Arbeit nötigen Utensilien und die unermüdliche Teilnahme an dem Verlaufe der Arbeit sage ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Professor Dr. P. Clausen ehrerbietigen Dank.

Lebenslauf.

Ich, Rudolf Alexander Jung, wurde am 5. Oktober 1902 als Sohn des Apothekers Eduard Jung und seiner Ehefrau Margarete, geb. Roth, in Heiligenhaus, Kreis Mettmann geboren. Ich besitze die preußische Staatsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

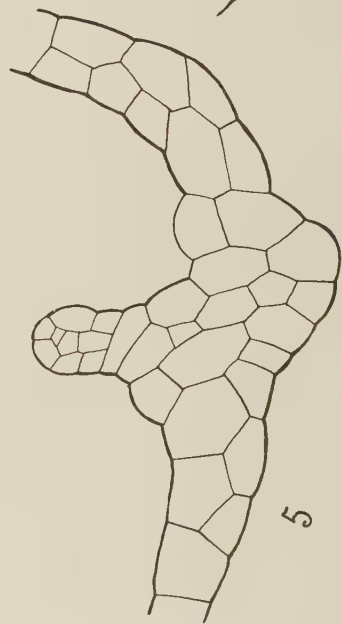
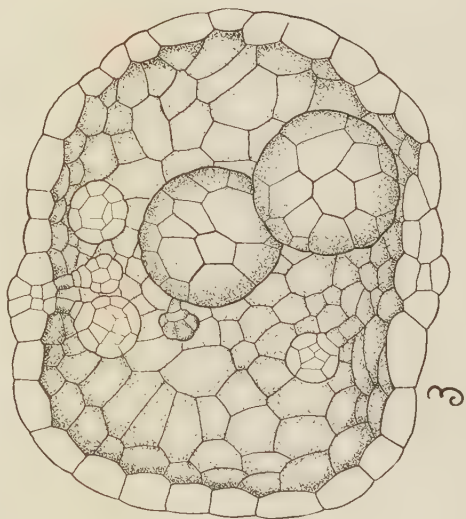
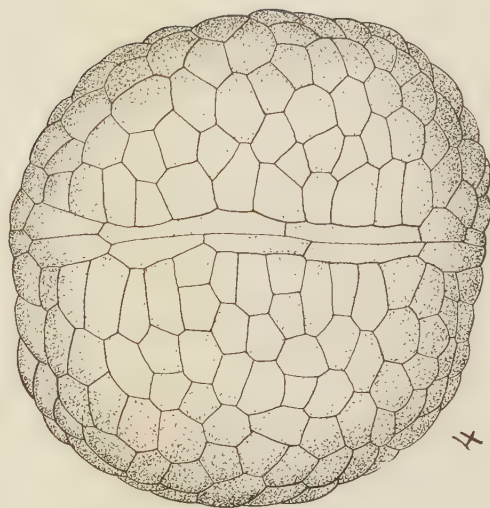
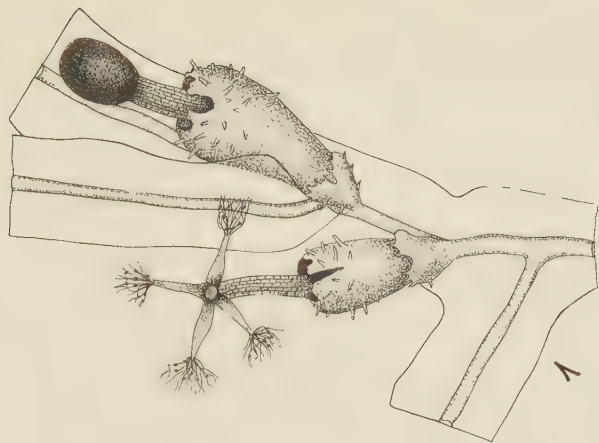
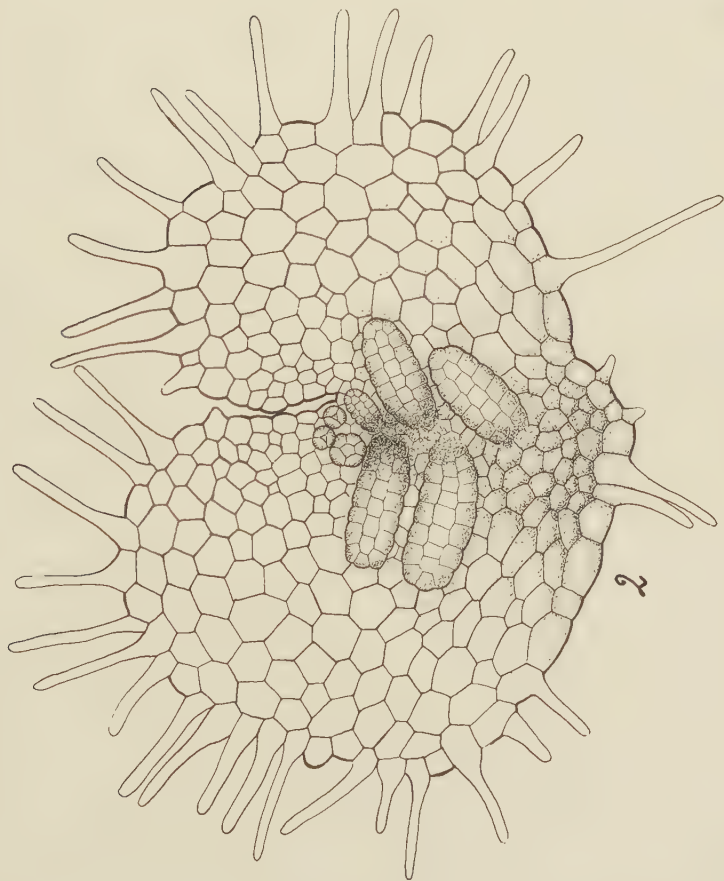
Von Ostern 1908 bis Ostern 1911 besuchte ich die Volksschule meines Geburtsortes und trat alsdann in die Sexta der Rektoratschule zu Heiligenhaus ein. Von Ostern 1916 an war ich auf dem Realgymnasium in Velbert und verließ diese Anstalt mit Primareife Ostern 1919, weil ich wegen Personalmangels in die väterliche Apotheke eintreten mußte.

Nach Beendigung der 4 praktischen Jahre studierte ich vom Sommersemester 1923 bis zum Wintersemester 1925 an der Universität Marburg Pharmazie und bestand Ostern 1925 die Staatsprüfung. Darauf wandte ich mich der Botanik zu und studierte bis Ostern 1927 an der Universität Marburg weiter.

Das Rigorosum bestand ich am 23. April 1927. Seitdem halte ich mich in Heiligenhaus auf und bin in der Apotheke meines Vaters tätig.

Meine akademischen Lehrer waren in Marburg: Herr Professor Dr. P. Clausen, Herr Professor Dr. M. Nordhausen, Herr Geheimrat Professor Dr. J. Gadamer und Herr Professor Dr. Cl. Schaefer.

Ihnen allen bin ich zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

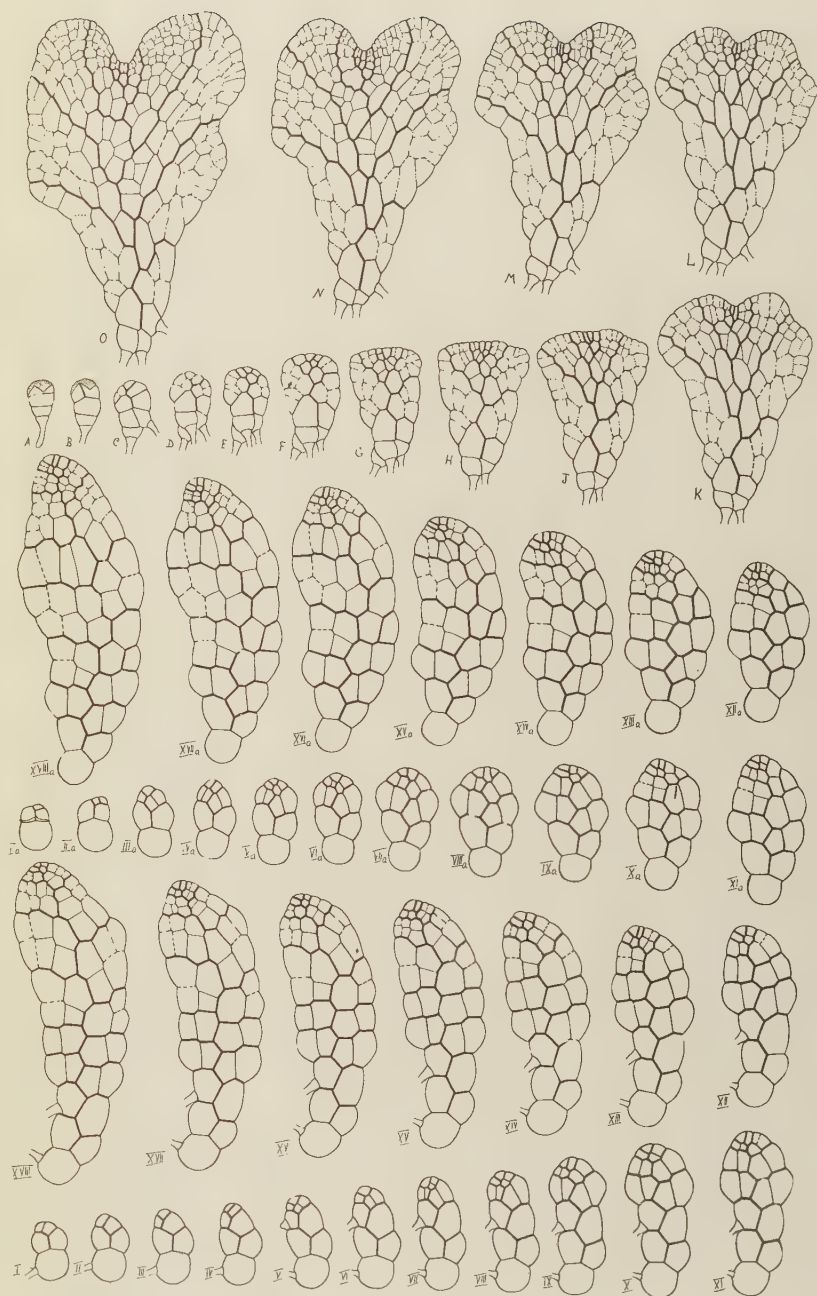


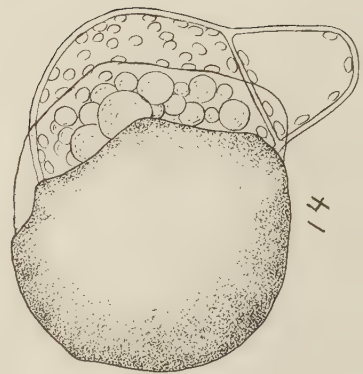
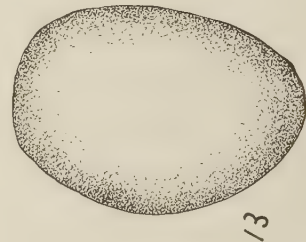
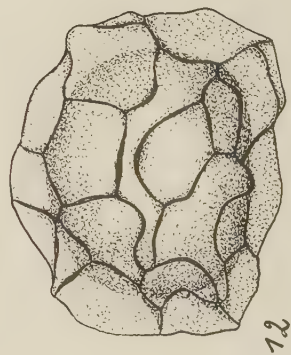
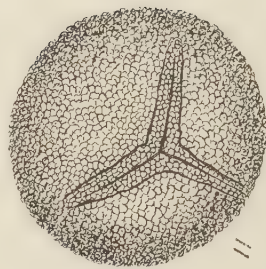
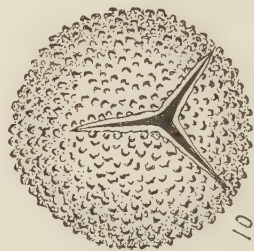
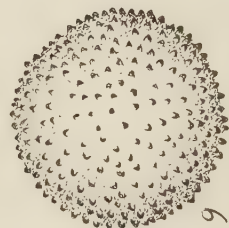
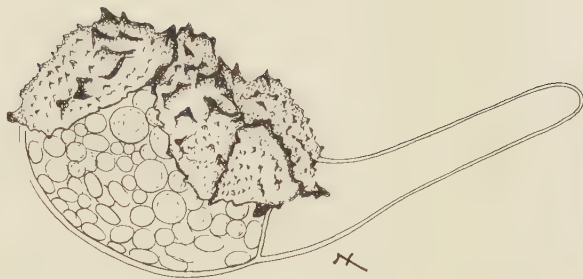
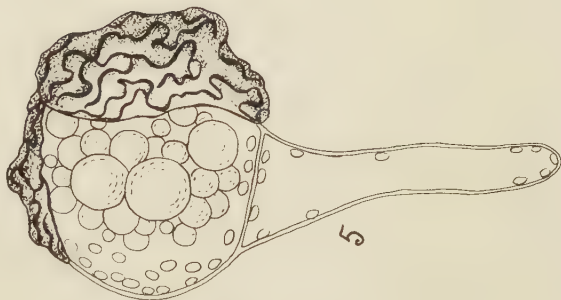
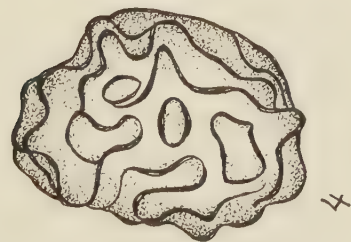
Tafel II





Tafel III

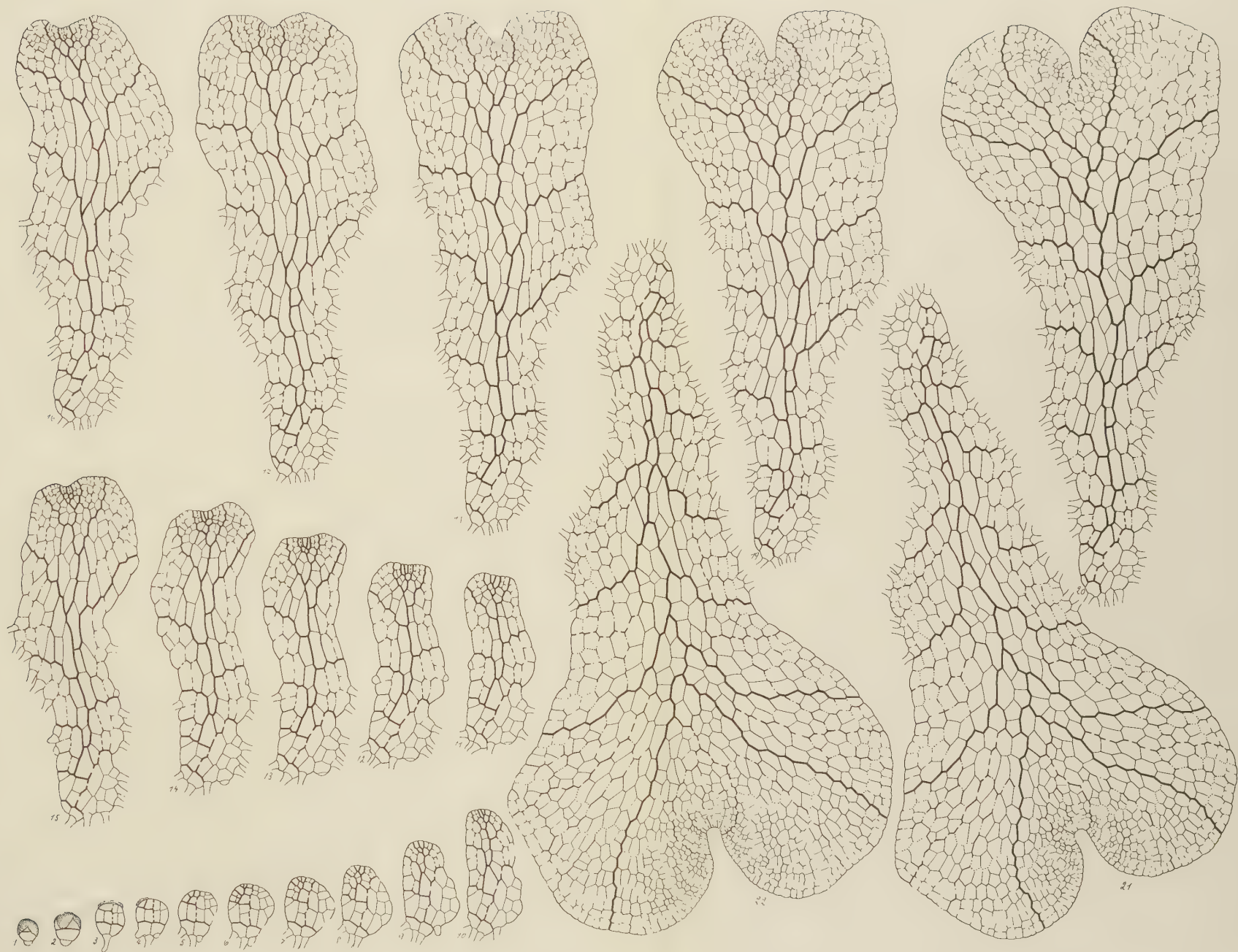




Tafel v



Tafel VI



Tafel VII



Tafel VIII



Tafel IX





